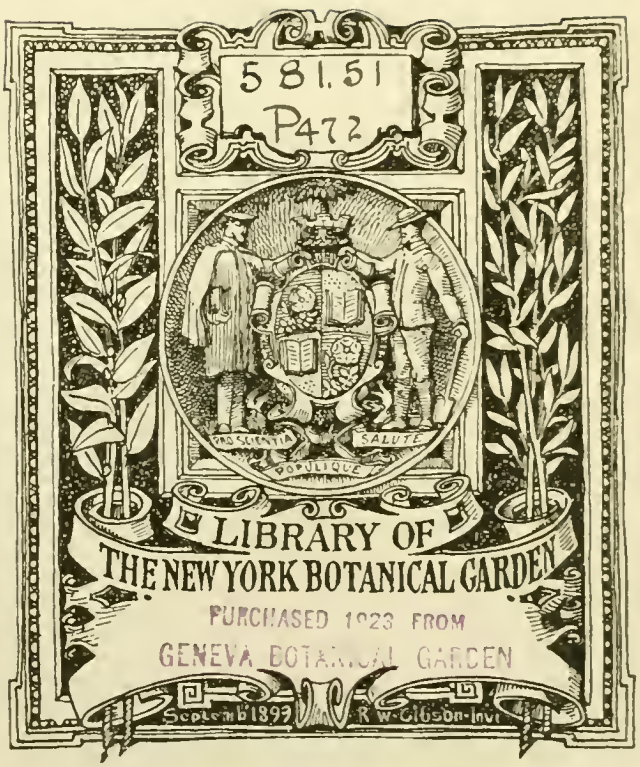
QK
776
.P422

581.51
P472


SALUTE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PURCHASED 1923 FROM
GENEVA BOTANICAL GARDEN
September 1899
R. W. Gibson, Inv.

DUPLICATA DE LA BIBLIOTHÈQUE
DU CONSERVATOIRE BOTANIQUE DE GENEVE
VENDU EN 1922

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ENTSTEHUNG DER SCHLAFBEWEGUNGEN DER BLATTORGANE

VON

W. PFEFFER

ORD. MITGLIED DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

DES XXX. BANDES

DER ABHANDLUNGEN DER MATHEMATISCH-PHYSISCHEN KLASSE
DER KÖNIGL. SÄCHSISCHEN GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

N° III

MIT 36 TEXTFIGUREN

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

CONSERVATOIRE
BOTANIQUE
VILLE DE GENÈVE

DUPLICATA DE LA BIBLIOTHÈQUE
DU CONSERVATOIRE BOTANIQUE DE GENÈVE
VENDU EN 1922

LEIPZIG
BEI B. G. TEUBNER
1907

.P4.2

Vorgetragen für die Abhandlungen am 17. Juni 1907.
Das Manuskript eingeliefert am 25. Juni 1907.
Der letzte Bogen druckfertig erklärt am 14. Oktober 1907.

Inhaltsübersicht.

Seite

Kapitel I. Einleitung. 259

Hinweis auf den Stand unserer Kenntnisse. — Zweck und Aufgabe der erneuten Untersuchungen.

Kapitel II. Methodisches.

§ 1. Das Anbringen des Schreibhebels und das Bandagieren der Pflanzen. 264

Hinweis auf die Methodik des Registrierens. — Der Schreibhebel, seine Montierung und seine Verbindung mit der Pflanze. — Registrierung der Bewegung der Fiederblättchen von Albizzia usw. vermittelst zweier durch Scharnier verbundener Glimmerblättchen. — Befestigung der Versuchsobjekte.

§ 2. Die Registrierapparate 271

Die angewandten Apparate. — Berußung des Papiers und Fixierung der Kurven.

§ 3. Das Registrieren der Schlafbewegungen 275

Aufstellung für das gleichzeitige Registrieren von 2 Blättern, die zu einer oder zu zwei Pflanzen gehören. — Anlegen und Anpassen des Schreibhebels. — Markierung der Zeit und Eintragen der Zeitkoordinaten in das Autogramm. — Interpretation der Kurven. — Genauigkeit der Methode und Fehlerquellen. — Hinweis auf andere Schreibhebel. — Nachteile bei Benutzung wachsender Organe. — Historisches über Registrierversuche. — Hinweis auf das Registrieren anderer pflanzlicher Bewegungen.

§ 4. Die Einrichtungen für Beleuchtung und Beleuchtungswechsel 288

Die Aufstellung der Versuchspflanzen zwischen zwei Küvetten und deren Beleuchtung mit Tantallampen. — Assimilatorische und chemische Wirkung des auf die Pflanze wirkenden Lichtes. — Das Versuchszimmer, sowie die Erzielung von konstanter Temperatur und von Temperaturschwankungen in diesem. — Der Einfluß der Beleuchtung auf die Temperatur des Pflanzenkörpers. — Kühlung des in den Küvetten befindlichen Wassers. — Methodik bei Versuchen im Quecksilberbogenlicht. — Die Einrichtung für automatische, sowie für plötzliche und allmähliche Veränderung der Beleuchtung. — Ausblick auf andere und auf die bisher benutzten Lichtquellen. — Versuche im Tageslicht und Verdunklung der Versuchspflanzen.

AUG 7 1923

Kapitel III. Die Versuchsresultate.

Seite

§ 5. Zur Orientierung 306

§ 6. Versuche mit den Fiederblättchen von Albizzia lophantha. 307

Bewegungsmodus und Registrieren der Bewegungen vermittelst der mit Scharnier verbundenen Glimmerblättchen. — Versuchsmaterial und angewandte Beleuchtung. — Kurve der normalen Schlafbewegungen. — Nachschwingungen der Schlafbewegungen in konstanter Finsternis, sowie in kontinuierlicher Beleuchtung. — Geringfügigkeit der autonomen Bewegungen. — Bei den in konstanter Beleuchtung aperiodisch gewordenen Blättern wird durch einen 12 : 12 stündigen Beleuchtungswechsel ein tagesperiodischer, durch einen 6 : 6 oder 3 : 3 stündigen Beleuchtungswechsel ein diesen entsprechender Bewegungsrhythmus hervorgerufen. — Nachschwingungen nach einem tagesperiodischen und nach einem kürzeren, photonastischen Bewegungsrhythmus. — Schnelles Eliminieren der Nachschwingungen infolge der starken photonastischen Reizwirkungen. — Zwischen dem photonastischen Rhythmus und den sich anschließenden Nachschwingungen muß nicht notwendig Isochronie bestehen. — Zeitdauer einer photonastischen Reizbewegung. — Abhängigkeit der Reizwirkung von Lichtintensität und Lichtabfall. — Bedeutung von plötzlichem und allmählichem Lichtwechsel. — Zunahme der photonastischen Reaktionsgröße mit Beleuchtungs- und Ruhezeit. — Akkumulation beim Zusammenwirken von Nachschwingungen und photonastischen Reizwirkungen. — Hinweis auf den Verlauf und die Veränderlichkeit der normalen Tagesperiode. — Gedeihen der Pflanze ist auch bei kürzerer Bewegungsrhythmik, sowie bei kontinuierlicher Beleuchtung möglich. — Bewegungsrhythmus bei einem 24 : 24 stündigen Beleuchtungswechsel. — Hinweis auf den Einfluß von Temperaturschwankungen. — Diskussion von Semons Versuchen und Ansichten.

§ 7. Versuche mit den Fiederblättchen von Mimosa Speggazzinii 336

Versuchsmaterial. — Entstehung der Tagesperiode. — 6 : 6 stündiger und 3 : 3 stündiger Bewegungsrhythmus bei entsprechendem Lichtwechsel. — Nachschwingen und Ausklingen der Bewegungsrhythmik im Dunkeln und in kontinuierlicher Beleuchtung. — Hinweis auf Mimosa pudica usw.

§ 8. Versuche mit den Blättern von Phaseolus 340

Methodik für die Registrierung der Bewegung der Primärblätter. — Das Versuchsmaterial. — Vorläufige Orientierung über das photonastische Reaktionsvermögen, sowie über den Verlauf der normalen Schlafbewegungen. — Nachschwingen und Schwinden der Tagesperiode in kontinuierlicher Beleuchtung und im Dunkeln. — Fortdauer der autonomen Bewegungen nach dem Schwinden der Schlafbewegungen und bei den in konstanter Beleuchtung erwachsenen Pflanzen. — Amplitude und Zeitmaß der autonomen Bewegungen, sowie Beeinflussung dieser durch die Schlaftätigkeit. — Photonastische Reizwirkung bei schnellem und allmählichem Lichtwechsel. — Akkumulation beim Zusammenwirken von Nachschwingungen und photonastischen Reizwirkungen. — Eine photonastische Reizung wird durch

Seite

die Erhellung, aber nicht durch die Verdunklung ausgeübt. — Allmähliche Herstellung der maximalen photonastischen Reizbarkeit beim Aufenthalt im Dunkeln. — Lange Latenzzeit bei photonastischer Reizung durch Erhellen. — Näheres über den Reizprozeß. — Der 18 : 18 stündige Bewegungsrhythmus, der bei entsprechendem Beleuchtungswechsel erzielt wird, hat tagesperiodische Nachschwingungen im Gefolge. — Verhalten bei 2 : 2 stündigem, 6 : 6 stündigem und 24 : 24 stündigem Beleuchtungswechsel. — Einfluß der heliotropischen Orientierung auf den Verlauf der Schlafbewegungen. — Verlauf der Schlafbewegungen unter normalen Verhältnissen. — Thermonastische Erfolge bei Konstanz der Beleuchtung und bei dem Zusammenwirken von photonastischen und thermonastischen Reizungen. — Hinweis auf verschiedene Phaseoleen.

§ 9. Versuche mit dem Blattstiel von Lourea vespertilionis . 374

Verlauf der Tageskurve. — Vorteile und Nachteile des Objekts. — Anschluß des photonastischen Reaktionsvermögens an Phaseolus, jedoch wird Bewegung auch durch Verdunklung ausgelöst. — Ziemlich schnelles Ausklingen der Nachschwingungen der Tagesperiode. — Autonome Bewegungen. — Außer dem tagesperiodischen ist z. B. auch ein 18 : 18 stündiger Bewegungsrhythmus erzielbar.

§ 10. Versuche mit dem primären Blattstiel von Mimosa Speggazzinii und Mimosa pudica 378

Vorteil der Mimosa Speggazzinii. — Verlauf und Nachschwingungen der Schlafbewegungen. — Auftreten der autonomen Bewegungen beim Ausklingen der Schlafbewegungen und Schwinden derselben bei Wiederinduktion der Tagesperiode. — Wie beim Blatte von Phaseolus wird die Nachtstellung durch das Erhellen am Morgen verursacht. — Verschiedenheit des Reaktionsvermögens des Blattstiels und der Blättchen. — Ähnlichkeit der photonastischen Reaktion bei Mimosa pudica, deren Blattstiel aber als akzessorische Reaktion beim Verdunkeln eine schwache, transitorische Hebung erfährt. — Die abendliche Senkung der Blattstiele ist durch die photonastische Reaktion, also nicht durch die Bewegung der sekundären Blattstiele und die hierdurch bewirkte Vermehrung des statischen Moments bedingt. — Fortdauer der Schlafbewegungen am Klinostaten.

§ 11. Versuche mit den Blättern von Impatiens parviflora . . 386

Verschiebung der Bewegungszone mit dem Entwicklungszustand der Wachstumsbewegungen ausführenden Blätter. — Das Versuchsmaterial. — Orientierung über die reaktionellen Eigenschaften. — Nachschwingungen der Schlafbewegungen, sowie Verlauf der autonomen Bewegungen im Dunkeln und bei kontinuierlicher Beleuchtung. — Die abendliche Senkung wird, wie beim Blatte von Phaseolus, durch die Erhellung am Morgen induziert. — Durch einen 18 : 18 stündigen Beleuchtungswechsel ist auch ein isochroner Bewegungsrhythmus herstellbar. — Die durch die Erhellung am Morgen induzierte abendliche Senkung wird dadurch beschleunigt, daß die Verdunklung, als akzessorische Reaktion, eine schneller verlaufende transitorische Senkung des Blattes hervorruft. — Bedeutung der heliotropischen Orientierung des Blattes. — Die akzessorische

Seite

Reaktion wird nur durch Verdunklung, nicht durch Erhellung, hervorgerufen. — Anderweitige Beispiele für akzessorische Reaktionen. — Einfluß von Temperatur und Wassergehalt.

§ 12. Versuche mit den Blättern von Siegesbeckia orientalis L. 396

Die Schlafbewegungen werden ebenfalls durch die Erhellung am Morgen verursacht, doch fehlt die akzessorische Verdunklungsreaktion. — Das Versuchsmaterial. — Nachschwingungen und Ausklingen der Tagesperiode. — Zusammengreifen von Nachschwingungen und photonastischen Wirkungen bei der Induktion der Tagesperiode.

Kapitel IV. Allgemeines.

§ 13. Die Ursachen der Schlafbewegungen 400

Die Schlafbewegungen sind aitionastische Reaktionserfolge und werden nicht durch die direktive Ausnutzung von autonomen Bewegungen erzielt. — Es gilt dieses offenbar für alle Pflanzen, auch für die Blüten. — Andeutung andersartiger Auffassungen. — Hinweis auf spezifische Verschiedenheiten des Reaktionsvermögens und darauf, daß in gewissen Fällen der Lichtwechsel, in anderen vorwiegend der Temperaturwechsel als Reizanstoß wirkt. — Hinweis auf akzessorische Faktoren.

§ 14. Allgemeines über das Reaktionsvermögen und den Reaktionsvorgang 405

Die Schlafbewegungen sind nur ein Spezialfall der aitionastischen Reaktionen. — Zustandekommen der Schlafbewegungen durch transitorische Oszillation oder durch dauernde Ablenkung aus der bisherigen Gleichgewichtslage; Demonstration an Systemen von Metallstreifen. — Notwendigkeit der physiologischen Dorsiventralität. — Hinweis auf die Bewegungsmechanik. — Die maßgebenden Reaktionen spielen sich auch ab, wenn die Ausführung der angestrebten Bewegungen durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist.

§ 15. Näheres über das Reaktionsvermögen 411

Spezifische Eigenheiten des Reaktionsvermögens. — Typus Albizzia und Phaseolus, sowie Biudeglieder zwischen diesen. — Gründe, warum das maßgebende Reaktionsvermögen nicht ohne weiteres zu erkennen ist. — Beispiele für spezifische Eigenheiten des thermonastischen Reaktionsvermögens. — Die maßgebenden aitionastischen Reaktionen werden nicht durch die Störungen beim plötzlichen Übergang in einen anderen Beleuchtungs- oder Temperaturgrad, sondern durch die internen Prozesse ausgelöst, welche sich in Verbindung mit der Akkomodation an die veränderten Außenbedingungen abspielen. — Beispiele für akzessorische Reaktionen, die neben den maßgebenden photonastischen Reizungen ausgelöst werden. — Beispiele dafür, daß Verdunklung nicht umgekehrt wirkt wie Erhellen.

§ 16. Fortsetzung 417

Der Verlauf der aitionastischen Reaktionen wird durch die sensorischen Prozesse reguliert, ohne daß dabei die Realisierung der Einkrümmung mitwirken muß. — Zeitdauer der Perzeption und der maximalen Induktion. — Bedeutung von schneller und allmählicher

Seite

Veränderung, von Licht oder Temperatur für die Reizwirkung. — Zeitdauer bis zur partiellen oder totalen Herstellung der Reaktionsfähigkeit. — Zeitlicher Verlauf einer photonastischen und thermonastischen Oszillation. — Außer dem tagesperiodischen ist auch ein kürzerer oder längerer Bewegungsrhythmus erzielbar.

§ 17. Ausblick auf andere Pflanzen 426

Die spezifischen Eigenheiten des Reaktionsvermögens müssen von Fall zu Fall festgestellt werden. — Eine sichere Entscheidung ist auch nicht ohne weiteres aus der Kenntnis der Reaktionszeit abzuleiten. — Beispiele. — Hinweis auf das Verhalten der Blüten.

§ 18. Die Nachschwingungen der Schlafbewegungen. 433

Ungleiche Dauer der Nachschwingungen. — Unsicherheit älterer Angaben. — Die Nachschwingungen sind Folge der Schlafbewegungen und entstehen unabhängig von den autonomen Bewegungen. — Die Nachschwingungen der Schlafbewegungen sind ein Spezialfall der Ausgleich- und Übergangsoszillationen, die sich in Verkettung mit den verschiedenartigsten, physiologischen und physikalischen Vorgängen einstellen.

§ 19. Fortsetzung 440

Zwischen dem Tempo der photonastischen Bewegungen und den sich anschließenden Nachschwingungen kann, aber muß nicht Isochronie bestehen. — In manchen Fällen macht sich in den Nachschwingungen das Streben nach einem tagesperiodischen Rhythmus auch dann geltend, wenn die photonastischen Bewegungen in einem anderen Rhythmus vor sich gingen. — In diesem Falle wird aber der andersartige Nachschwingungsrhythmus durch die dominierende Wirkung der aitionastischen Reizwirkungen unterdrückt. — Bemerkungen über das Nachschwingungstempo anderer Ausgleichoszillationen. — Veränderlichkeit des Nachschwingungsrhythmus nach den Bedingungen.

§ 20. Fortsetzung 444

Die Nachschwingungen werden durch interne Prozesse reguliert, die sich auch dann abwickeln, wenn die reale Ausführung der angestrebten Bewegungen durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist. — Bewegungsebene der Nachschwingungen bei dorsiventralen und radiären Organen. — In wie weit ist das Tempo der Nachschwingungen veränderlich? — Nachschwingungen thermonastischer Bewegungen. — Zusammenwirken von Nachschwingungen mit andersartigen, autogenen oder aitiogenen Bewegungen. — Akkumulierung beim Zusammengreifen von Nachschwingungen der Tagesperiode und der sich tagesperiodisch wiederholenden aitionastischen Reizungen. — Ausblick auf Nachschwingungs- und Akkumulierungsvorgänge bei anderen Prozessen. — Die Nachschwingungen der Schlafbewegungen sind nur ein Spezialfall der mannigfachen Arten von Nachwirkungen. — Begriff von „Nachwirkungen".

§ 21. Die autonomen Bewegungen 455

Eine auffällige autonome Bewegungstätigkeit ist bei vielen, aber nicht bei allen schlaftätigen Pflanzen zu finden. — Partielle oder totale Reduktion der autonomen Bewegungen bei der Inanspruch-

Seite
nahme durch die Schlafbewegungen. — Die autonomen Bewegungen halten einen relativ kurzen, aber veränderlichen Rhythmus ein, der bei den Blättern derselben Pflanze nicht übereinstimmend sein muß. — Hinweis auf die Entstehung und die Regulation der autonomen Bewegungen. — Beeinflussung der autonomen Bewegungen durch die jeweiligen Bedingungen und die Inanspruchnahme. — Beweise, daß die Schlafbewegungen nicht durch die zeitliche Regulation der autonomen Bewegungen zustande kommen.

Kapitel V. Zusammenfassung einiger Ergebnisse. . . . 465

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ENTSTEHUNG DER SCHLAFBEWEGUNGEN DER BLATTORGANE

VON

W. PFEFFER

ORD. MITGLIED DER KÖNIGL. SÄCHS. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

Kapitel I.

Einleitung.

Die Überzeugung, daß irgend eine Beziehung zwischen der Tagesperiodizität und den in demselben Rhythmus sich abspielenden Schlafbewegungen der Pflanzen bestehe, mußte sich begreiflicherweise schon den ersten nachdenkenden Beobachtern aufdrängen. Nähere Studien wurden indes zuerst durch A. P. de Candolle[1]) angestellt, der es aber unentschieden ließ, ob die Schlafbewegungen direkt durch den Wechsel von hell und dunkel hervorgerufen werden, oder ob sie dadurch zustande kommen, daß eine erblich überkommene rhythmische Bewegungstätigkeit durch den Tageswechsel zeitlich reguliert wird. Wenn de Candolle, besonders späterhin dazu neigte, der letztgenannten Auffassung den Vorzug zu geben, so wurde er hierzu vornehmlich durch folgende Erfahrungen veranlaßt. Einmal gelang es ihm nur bei gewissen Pflanzen die Bewegungsphasen entsprechend zu verschieben, wenn er die Objekte während der Nachtzeit mit Lampenlicht beleuchtete und während der Tageszeit dunkel hielt. Ferner beobachtete er, daß die Schlafbewegungen noch einige Zeit in mehr oder minder auffallender Weise fortgesetzt wurden, wenn die Pflanzen dauernd im Dunkeln oder bei künstlicher Beleuchtung gehalten wurden. Diese Tatsachen, sowie die bestätigenden Beobachtungen an den im Dunkeln gehaltenen Pflanzen, waren auch die hauptsächliche Ursache, daß spätere Forscher, wie Dutrochet[2]), Sachs[3]), Hofmeister[4]) den

1) A. P. de Candolle, Mémoires présentés à l'institut par divers savans 1805, Bd. I, S. 349; Pflanzenphysiologie übers. von Röper 1835, Bd. II, S. 640. — Ich beschränke mich hier auf einige kurze Bemerkungen und verweise ein für allemal auf die Behandlung der Literatur in meiner Arbeit „Die periodischen Bewegungen der Blattorgane" 1875, S. 30, 163 usw.

2) Dutrochet, Mémoires pour servir à l'histoire des végétaux et des animaux, Brüssel 1837, S. 287.

3) Sachs, Flora 1863, S. 469; Experimentalphysiologie 1865, S. 44, 490.

4) Hofmeister, Pflanzenzelle 1867, S. 331.

Wechsel von Tag und Nacht, soweit mir bekannt ist, nur als den Regulator einer erblichen rhythmischen Bewegungstätigkeit ansahen, eine Auffassung, die aber augenscheinlich von Bert[1]) nicht geteilt wurde.

Meine[2]) ausgedehnten Studien führten dann zu dem Resultate, daß die Tagesbewegungen paratonische Reaktionserfolge (Rezeptionsbewegungen) sind, die bei gewissen Pflanzen hauptsächlich durch den Lichtwechsel, bei anderen hauptsächlich durch den Temperaturwechsel ausgelöst werden. Diese Krümmungsreaktionen haben dann zwar nicht bei allen aber doch bei vielen Pflanzen auffällige Nachschwingungen im Gefolge, die bei Konstanz der Außenbedingungen, also auch im Dunkeln und bei konstanter Beleuchtung, eine gewisse Zeit fortgesetzt werden. Da hierbei annähernd der Tagesrhythmus eingehalten wird, so ist im allgemeinen ein gleichsinniges Zusammenwirken der Nachschwingungen und der sich täglich wiederholenden, neuen paratonischen Reizerfolge gesichert.

Diese Auffassung hat fernerhin allgemeine Anerkennung gefunden, so z. B. bei Oltmanns[3]) und bei Jost[4]), sowie auch bei Darwin[5]), bei dem wir abweichende Ansichten nur in bezug auf Fragen finden, die den Kern der Sache nicht berühren. Dagegen ist in jüngster Zeit Semon[6]) für eine erbliche Periodizität eingetreten. Dabei scheint aber Semon, wie später (§ 6, 13) gezeigt werden soll, nicht die Erblichkeit der tagesrhythmischen Bewegungstätigkeit, sondern nur der bezüglichen paratonischen Reaktionsfähigkeit im Auge zu haben, über deren reale Existenz nie Zweifel bestanden haben und bestehen konnten. Daß aber auch diejenigen Resultate, die Semon bei Versuchen mit Albizzia lophantha erhielt, nichts gegen meine Schlußfolgerungen aussagen, daß letztere vielmehr in der Hauptsache dem wahren Sachverhalt

1) P. Bert, Recherches s. l. mouvements d. l. Sensitive, 2e mémoire, S. 51, (Sep. a. Mémoir. d. l'Acad. d. scienc. phys. et naturell. d. Bordeaux 1870, B. 18.)

2) Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane, 1875.

3) Oltmanns, Botanische Zeitung, 1895, S. 31.

4) Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, S. 403; ebenda 1898, Bd. 31, S. 345; Botan. Zeitung, 1897, S. 17.

5) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen. Deutsche Übers., 1881, S. 346.

6) R. Semon, Die Mneme, 1904, S. 95; Biolog. Centralblatt, 1905, Bd. 25, S. 241.

entsprechen, geht evident aus den hier mitzuteilenden, erneuten Untersuchungen hervor.

Zu diesen erneuten Studien wurde ich aber nicht allein durch die Publikationen Semons veranlaßt. Vielmehr war es seit geraumer Zeit meine Absicht, die mir jetzt zur Verfügung stehenden, besseren technischen Hilfsmittel nutzbar zu machen, um einige noch offene oder doch nicht genügend aufgeklärte Punkte näher zu verfolgen. Denn abgesehen davon, daß ich bei meinen früheren Untersuchungen, die in erster Linie auf die Aufklärung der Hauptzüge gerichtet waren, nicht auf alle Einzelfragen eingehen konnte, war es mir damals nicht möglich, selbstregistrierende Apparate zu benutzen (vgl. l. c. S. 52 Anm.), ohne deren Verwendung sich gewisse Fragen kaum befriedigend erledigen lassen. Denn es ist nicht wohl möglich, während vieler Monate in kurzen Intervallen Ablesungen vorzunehmen, die kontinuierlich am Tage und in der Nacht ausgeführt werden müßten. Ohnehin wird die Kontinuität der Beobachtung in viel vollkommener Weise durch die graphische Registrierung der Bewegungen erreicht, die ich diesmal ausgedehnt ausnutzte. Hand in Hand damit kam eine bessere und dazu automatisch regulierbare Beleuchtung in Anwendung.

Übrigens habe ich bei diesen erneuten Untersuchungen in der Hauptsache nur die Entstehung der täglichen Bewegungsperiodizität ins Auge gefaßt und speziell die Bedeutung des Lichtwechsels verfolgt, während die Temperatur und die anderen Außenbedingungen in konstantem und gutem Ausmaße geboten waren. Einige Versuche über den Einfluß des Temperaturwechsels bei konstanter Beleuchtung, sowie die schon vorliegenden Erfahrungen über diejenigen Blüten usw., deren Schlafbewegungen wesentlich durch den Temperaturwechsel verursacht werden, reichen indes aus, um zu zeigen, daß auch für solche Objekte in der Hauptsache die in bezug auf den Lichtwechsel gewonnenen Gesichtspunkte gelten. In allen Fällen habe ich unter möglichst normalen Bedingungen gearbeitet und insbesondere auch nicht diejenigen Reaktionen verfolgt, die durch die extreme Steigerung der Beleuchtung oder der Temperatur erzielt werden.

Einem eingehenden Studium konnte schon deswegen nur eine kleine Zahl von Arten unterzogen werden, weil ein Einzelversuch oft einige Wochen dauerte und nur eine begrenzte Zahl von

Apparaten zur Verfügung stand. Bei der Auswahl wurden aber verschiedene Typen sehr gut schlafender Objekte und unter diesen in erster Linie solche Laubblätter berücksichtigt, die mit Gelenken ausgestattet sind und also Variationsbewegungen ausführen. Denn diese bieten allgemein und besonders auch für die Registrierung erhebliche Vorteile gegenüber den durch Wachstumstätigkeit sich bewegenden Blattorganen, von denen übrigens die Laubblätter einiger Arten in den Kreis der Untersuchungen gezogen wurden. Obgleich wir somit diesmal unsere Untersuchungen nicht spezieller auf schlafende Blüten ausdehnten, so lassen doch die vorliegenden Erfahrungen keinen Zweifel, daß die Tagesbewegungen der Blüten in prinzipieller Hinsicht in analoger Weise zustande kommen, wie die der Laubblätter. Dabei können, wie wir hören werden, auch bei den Laubblättern im näheren spezifische Eigentümlichkeiten in bezug auf die Reaktionsfähigkeit und andere Dinge vorliegen.

Es lag auch gar nicht in meiner Absicht auf alle Besonderheiten einzugehen, die durch die Natur des Objektes und durch die verschiedene Abstufung und Kombination der Außenfaktoren bedingt sind. Wer sich über die Verbreitung der Schlafbewegungen, über habituelle Eigenheiten usw., orientieren will, findet das Nötige in meiner Physiologie (II. Aufl., Bd. II, S. 476), sowie in der dort zitierten Literatur[1]). Insbesondere enthalten das schon zitierte Werk von Darwin, sowie die Arbeiten von Hansgirg ausführliche Mitteilungen und Zusammenstellungen über Vorkommen und Gestaltung der Schlafbewegungen.

Diese Zusammenfassung in meiner Physiologie (Bd. II, S. 476—536) muß ich um so mehr als bekannt voraussetzen, als dieselbe in der Hauptsache der auch durch meine erneute Untersuchung bestätigten Auffassung entspricht, nach welcher eben die typischen Schlafbewegungen nur einen Spezialfall derjenigen Reaktionen vorstellen, die wir als aitionastische (resp. photonastische, thermonastische usw.) Krümmungsbewegungen zusammenfassen. Es würde also nur eine unnötige Wiederholung bedeuten, wenn ich an dieser Stelle wiederum ein Gesamtbild unserer Kenntnisse über diese Arten von Reaktionen und insbesondere über

1) Die erst späterhin erschienene Literatur wird im Laufe dieser Abhandlung zitiert werden.

die photonastischen und thermonastischen Reaktionen entwerfen wollte, die in erster Linie für die meisten Schlafbewegungen in Betracht kommen. Gleiches gilt in bezug auf die Mechanik der Nutations- und Variationsbewegungen, über die ohnehin neuere Publikationen nicht vorliegen, und auf die in dieser Arbeit nicht weiter eingegangen werden soll.

Bevor wir aber über unsere Untersuchungen berichten, ist es geboten, die angewandte Methodik darzulegen.

Kapitel II.

Methodisches.

§ 1. Das Anbringen des Schreibhebels und das Bandagieren der Pflanzen.

Die zum Registrieren der Blattbewegungen benutzte Methode besteht dem Wesen nach darin (vgl. Fig. 1), daß das zu untersuchende Objekt mittelst eines dünnen Fadens *f* an einen leichten Schreibhebel *a—b* befestigt wird, der eine Kurve auf den schwach berußten Papierüberzug einer Trommel *i* zeichnet, die in 7—8 Tagen eine Umdrehung vollführt.

Als Schreibhebel benutze ich eine dünne Glaskapillare *a—b*, die an einem feinen Faden *c* aufgehängt ist. Dieser wird an der gewünschten Stelle festgebunden und, um ein Gleiten unmöglich zu machen, mit etwas Lack (Maskenlack) fixiert, andererseits aber in ein etwa 15 mm dickes Glasrohr *d* so befestigt, daß der freie Teil des Aufhängefadens *c* 25—45 mm lang ist. Diese Befestigung wird einfach dadurch bewerkstelligt, daß man den Faden zwischen einen median gespaltenen Kork bringt, den man in das Glasrohr *d* schiebt, welches in die Klammer *e* eingespannt wird. Bestreicht man die Schnittflächen des Korkes mit etwas Klebwachs und sorgt man dafür, daß das Ende des Fadens zwischen Kork und Glaswand eingeklemmt wird, so ist eine mehr als ausreichende Fixierung des Fadens hergestellt.

Der Abstand *b* (Fig. 1) zwischen Schreibspitze und Drehpunkt des Schreibzeigers betrug in meinen Versuchen vielfach 160 oder 180 mm, während gleichzeitig der Drehpunkt des Schreibzeigers und der Anheftungspunkt des Verbindungsfadens *f* 80 oder 90 mm voneinander entfernt waren. Doch wurden je nach Bedürfnis andere Vergrößerungen oder auch Schreibhebel von ansehnlicherer Länge angewandt.

Bei der Herstellung der Glaskapillaren hat man dafür zu sorgen, daß dieselben möglichst gerade ausfallen, obgleich eine ganz schwache Krümmung praktisch ohne Belang ist. Ferner

macht es nichts aus, wenn eine Glaskapillare sich allmählich verjüngt. Der Durchmesser der von mir benutzten Kapillaren betrug in den meisten Fällen an dem zum Schreiben bestimmten Ende 0,4—0,6 mm, an dem anderen Ende 1—1,2 mm.

An dem dickeren Ende wird der Faden *f* (Fig. 1) befestigt (und mit etwas Lack fixiert), welcher die Verbindung mit dem

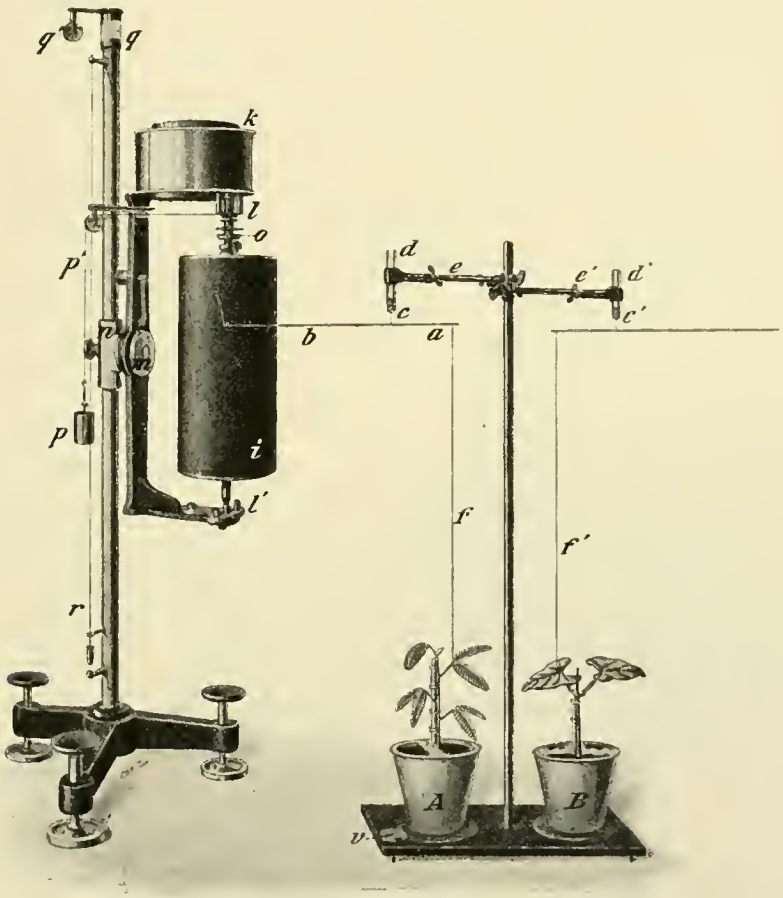


Fig. 1.

Versuchsobjekt herstellt. Bevor dieses geschieht, wird an die fragliche Stelle des Schreibhebels ein mit *f* (Fig. 1) übereinstimmender Faden lose angehängt und darauf die Äquilibrierung der beiden Arme des Schreibhebels durch Klebwachs hergestellt, das man um den Arm *b* oder auch um den Arm *a* befestigt. Durch entsprechendes Anbringen von Klebwachs an die Arme *a* und *b* wird nötigenfalls das Gewicht des Schreibhebels in gewünschter Weise erhöht. Das gewünschte Übergewicht, und damit die Spannung

des Fadens *f*, wird dann durch etwas Klebwachs erzielt, daß man an dem zum Schreiben dienenden Arme *b* des Hebels so anbringt, daß es von dem Drehpunkte des Hebels gleichweit entfernt ist, wie der Anheftepunkt des Fadens *f*. Bei kräftigen Objekten wandte ich gewöhnlich ein Übergewicht von 4—8 cgr, bei schwachen Objekten aber nur von 2—3 cgr an. Selbst bei so geringer Spannung erhält man tadellose Kurven, wenn durch schwache Berußung des Papiers und durch sanfte Anpressung der Schreibspitze für möglichst geringe Reibung gesorgt ist. Übrigens wird an dem mit Sorgfalt hergestellten und äquilibrierten Schreibzeiger schon durch ein Übergewicht von 1 mgr ein Ausschlag bewirkt, der ansehnlicher ist, als die Bewegungen, welche beim Registrieren der Blattbewegungen ausgeführt werden.

Der Faden *f* (Fig. 1), welcher zur Herstellung der Verbindung mit der Pflanze dient, wird zunächst an das zu untersuchende Pflanzenorgan und dann an den Schreibhebel befestigt. Handelt es sich um einen Blattstiel (bei Pflanze *A* in Fig. 1), so wird der Faden um diesen mit leichtem Anziehen festgebunden, nachdem um die fragliche Stelle ein wenig Watte gelegt ist. Soll aber z. B. die Bewegung eines Bohnenblattes verfolgt werden, so wird der Faden um die Mittelrippe geschlungen, indem man ihn mit Hilfe einer Nadel durch das angrenzende Parenchymgewebe führt und lose festbindet, nachdem zuvor beiderseitig etwas Watte unterlegt ist (Fig. 2 *f* und Fig. 1 *f'*). Bei dem Primärblatt von Phaseolus, bei dem Blattstiel von Mimosa Speggazzinii usw. wurde der Faden 10—28 mm vom Bewegungsgelenk entfernt befestigt, da dann die Schlafbewegungen die gewünschte Bewegungsgröße der Schreibspitze hervorbrachten, wenn ein zweifach vergrößernder Schreibhebel angewandt wurde (vgl. S. 265). In allen Fällen, auch zum Aufhängen des Schreibhebels (*c* in Fig. 1), verwandte ich den sehr dünnen baumwollenen Nähzwirn, den ich für diesen Zweck vorteilhafter fand als Kokonfaden, und gab, soweit es möglich war, dem Verbindungsfaden *f* eine Länge von 250—350 mm.

Bei solchen Ausmaßen wird der senkrecht gerichtete Verbindungsfaden *f* (Fig. 1) infolge der Blattbewegungen nur um einige Winkelgrade abgelenkt. Dabei kommt aber der Faden in Berührung mit dem Organe, wenn sich dieses abends bis zur Vertikalstellung senkt oder sich über diese hinaus bewegt. Bei den

glatten Blättern, z. B. denen von Impatiens parviflora, ist dieses ohne Belang, während z. B. bei den Blättern von Phaseolus leicht ein Festhaften des Fadens an den Haaren eintritt. Um in diesem Falle die Berührung des Fadens mit dem Objekte zu vermeiden, steche ich in der durch Fig. 2 gekennzeichneten Weise eine feine Glaskapillare *t* derart durch die beiden Flügel der Lamina, daß dieselbe ungefähr über das Bewegungsgelenk zu stehen kommt. Wenn der Abstand zwischen diesem und der Glaskapillare 7—14 mm beträgt, so ist das, wie wir weiterhin hören werden, nur vorteilhaft.

Ist die beschriebene Methode nicht anwendbar, so bringe ich unterhalb des Blattes einen horizontal stehenden Draht so an, daß das Blatt anschlägt, und also dessen weitere Senkung verhindert wird, bevor der Faden *f* die Lamina berührt. Es ist dieses leicht auszuführen, indem man in die Erde einen Holzstab steckt, an welchem in geeigneter Weise ein biegsamer Draht befestigt ist.

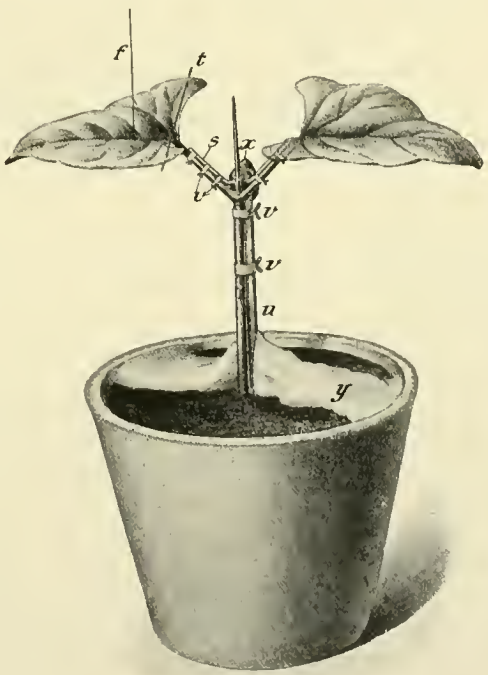


Fig. 2.

Geht die Senkung, wie z. B. bei dem Blattstiel von Mimosa (Fig. 1) nicht so weit, so bedarf es solcher Vorsichtsmaßregeln natürlich nicht. Doch wird man z. B. bei Mimosa das unterste Blättchenpaar dann entfernen, wenn die Gefahr besteht, daß es bei den Schlafbewegungen in Berührung mit dem Faden *f* kommt.

Bei geringem Übergewicht und schwacher Berußung lassen sich in der angegebenen Weise auch die Bewegungen kleinerer Objekte, wie z. B. die eines Blättchens von Trifolium pratense oder Oxalis acetosella registrieren. Bei Albizzia lophantha und Mimosa Speggazzinii habe ich aber eine andere Methode angewandt, die darauf hinausläuft, daß durch die Bewegung einer Anzahl von Fiederblättchen zwei durch Scharniere verbundene Glimmerblättchen

in Bewegung gesetzt und deren Oszillationen auf berußtes Papier aufgezeichnet werden. (Vgl. Fig. 3 *A*).

Zu diesem Zwecke wird an einen Holzstab (*u* Fig. 3 *A*) die Pflanze und außerdem mittelst Siegellack der Draht *d* befestigt,

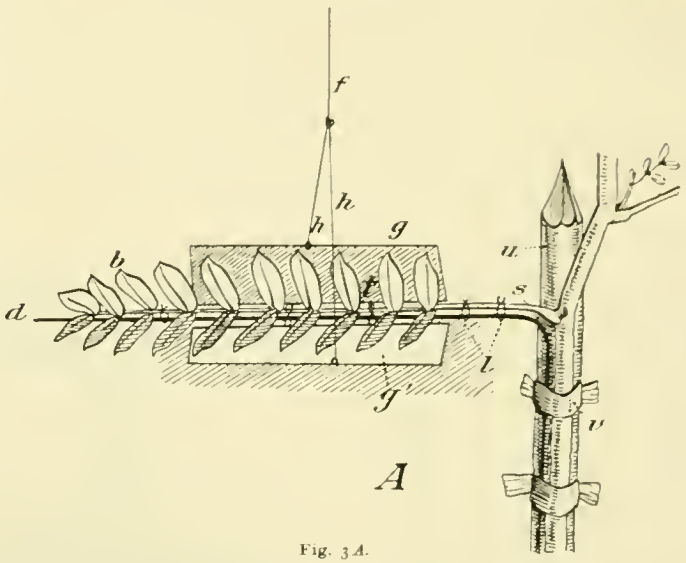


Fig. 3 *A*.

der derart in horizontale Lage gebracht wird, daß er zum Fixieren der Blattspindel und zugleich als Drehpunkt für das Glimmerblättchenpaar *g g'* dienen kann. Zumeist benutzte ich dünne Glimmerblättchen von 25 mm Länge und 15 mm Breite, die je an zwei Stellen (*m* in Fig. 3 *C* und *B*) und in der aus Fig. 3 *B* und *C* zu ersehenden Weise durch eine Schlinge *f* aus sehr dünnem Faden verbunden wurden. Das geschah, indem jedesmal der durch die beiden Löcher gezogene Faden über einen Glasstab von solcher Dicke zusammengebunden wurde, daß die beiden Glimmerblättchen (*g* und *g'* in Fig. 3 *B* und *C*) nach dem

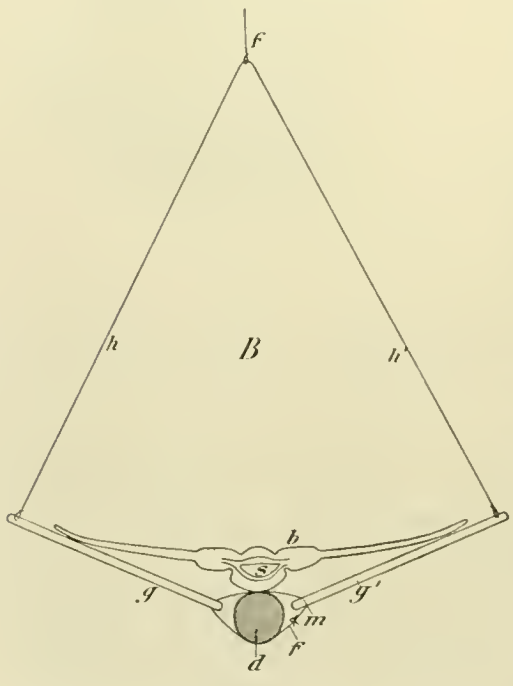


Fig. 3 *B*.

Strecken der Fadenschlinge ungefähr $3^1/_2$ mm voneinander abstanden.

Nunmehr werden die beiden Fadenschlingen über den Draht *d* geschoben und eine jede derselben durch ein Fädchen *i* (Fig. 3 *C*) so fixiert, daß die beiden Glimmerblättchen gleichweit von dem als Drehachse dienenden Draht *d* abstehen. Hierauf wird die Spindel des Fiederblattes mit Schlingen aus weichem Faden so auf den Draht *d* gebunden, daß sie genau über diesen zu liegen kommt (vgl. Fig. 3 *B* und *A*). Um die genügende Befestigung zu erzielen müssen in den Bereich der Glimmerblättchen 3—4 Fadenschlingen (davon 1—2 zwischen den beiden Fadenscharnieren) und außerdem noch Fadenschlingen (*t* in Fig. 3 *A*) in genügender Zahl an dem übrigen Teil der Blattspindel angebracht werden. Damit eine Schädigung der Spindel vermieden wird, müssen aber die Fadenschlingen mit Vorsicht angezogen werden. Hierauf wird, wie es aus Fig. 3 *A* und *B* zu ersehen ist, in je eine Durchbohrung der beiden Glimmerblättchen der Faden *h* geknüpft und an diesem der zum Schreibhebel führende Faden *f* so angebracht, daß *h* und *h'* die Seiten eines gleichschenkligen Dreiecks bilden, die in unseren Versuchen je 30—38 mm maßen.

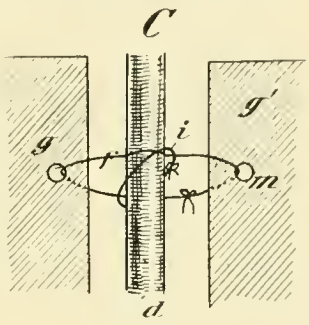


Fig. 3 *C*.

Durch den Schreibzeiger wird also die Bewegung der Glimmerblättchen und damit die der Fiederblättchen angezeigt, die den ersteren angepreßt bleiben. Es wird dies durch das Übergewicht von 5—7 cgr erreicht, das an dem schreibenden Arme des Schreibhebels angebracht ist. Durch dieses Übergewicht wird aber das einzelne Blättchen höchstens mit 5 mgr. in Anspruch genommen, da bei den Versuchen mit Albizzia lophantha 5—7 Blättchenpaare (also 10—14 Blättchen), bei den Versuchen mit Mimosa Speggazzinii sogar 8—10 Blättchenpaare, gegen die Glimmerblättchen wirkten. Unter diesen wird ein Draht so fixiert, daß sie höchstens 20—25 Grad unter die Horizontale bewegt werden können.

In den meisten Versuchen wurde übrigens nicht, wie es Fig. 3 *A* zeigt, das zunächst an der Keimpflanze erscheinende, einfache Fiederblatt von Albizzia lophantha benutzt, sondern ein

kräftiger Fiederstrahl eines der späterhin produzierten, zusammengesetzten Blätter. Demgemäß mußte natürlich der Draht *d* länger genommen und, der Lage des Fiederstrahls entsprechend, gebogen werden. Bis an diesen wurde außerdem der 0,7 mm dicke Eisendraht doppelt genommen und schraubig zusammengedreht. Auf diese Weise wurde der verlängerte Draht so verstärkt, daß die in Betracht kommenden mechanischen Wirkungen kein merkliches Ausbiegen hervorriefen.

Bei einiger Übung läßt sich die Gesamtheit der zum Bandagieren nötigen Operationen in etwa einer Stunde und zwar derart ausführen, daß das Blatt sogleich nachher in vollem Maße auf Verdunklung reagiert und sogleich am ersten Abend seine volle Schlafbewegung ausführt. Um sicher zu gehen habe ich indes das bandagierte Blatt erst zu Versuchen benutzt, nachdem es 2—3 Tage im Tageswechsel gehalten war und in dieser Zeit seine üblichen Tagesbewegungen ausgeführt hatte.

In allen Fällen wird die Pflanze an einem Holzstab *u* befestigt, der, wie es die Figur 2 zeigt, durch einen Gipsguß *y* unverrückbar fixiert ist. An diesen Stab wird dann die Pflanze mit Bastschleifen (*v* in Fig. 2 und 3 *A*) festgebunden. Damit ist die genügende Festlegung erzielt, um z. B. die Bewegungen eines Blattstiels von Mimosa zu registrieren (Fig. 1 *A* bei *g*). Um aber z. B. bei Phaseolus die Blattstiele festzuhalten, bringe ich ein aus 1—1½ mm starken Eisendraht zurechtgebogenes Gestell so an, daß je ein Drahtarm (*s* in Fig. 2) in die oberseitige Rinne des Blattstiels zu liegen kommt, und binde dann beide durch Bastschleifen *v* (Fig. 2) zusammen. Das ist leicht auszuführen, wenn man zunächst ein Drahtgestell von entsprechender Form herstellt, darauf dessen Ausbuchtung über den Holzstab schiebt und an diesem mit Siegellack (*x* Fig. 2) befestigt. Indem man den Holzstab in der richtigen Position in die Erde steckt, während der Siegellack noch weich ist, kann man die letzte Adaption des Drahtgestells leicht ausführen, worauf dann die Fixierung des Stabes mit Gips und die Bandagierung mit Bast vorgenommen werden.

Auf diese Weise wird bei den ausgewachsenen Teilen der Gelenkpflanzen eine so vollkommene Fixierung erreicht, daß keine Verschiebung möglich ist, und daß demgemäß in den Kurven ganz ungetrübt die Schlafbewegungen des zu untersuchenden Objektes

hervortreten. Bei den Versuchen mit noch wachsenden Pflanzenteilen sind aber gewisse Störungen nicht zu vermeiden, auf die wir weiterhin zu sprechen kommen werden.

§ 2. Die Registrierapparate.

Unserem Zwecke entsprechend wurden zum Registrieren Apparate verwandt, die eine Umdrehung der Trommel in 7—8 Tagen ausführten. Einen solchen Apparat — er wird fernerhin Apparat I genannt — kann man sich in einfacher Weise aus dem bekannten Richard-schen Thermographen herstellen, indem man die Grundplatte *n* Fig. 4 aus dem Schutzkasten herausnimmt und auf einem an dem Stativ *o* verstellbaren Träger aufschraubt[1].) Auf die Uhrtrommel *k*, die sich einmal in $7^1/_4$ Tagen umdreht, wird dann eine mit Falz übergreifende Trommel *i* geschoben, die mit dem zu berußenden Papier bezogen wird. Die genaue Vertikalstellung der Trommel wird mit Hilfe der am Stativ befindlichen Stellschrauben vollzogen, nachdem auf den exakt gearbeiteten Schlußboden der Trommel eine Dosenlibelle gestellt ist.

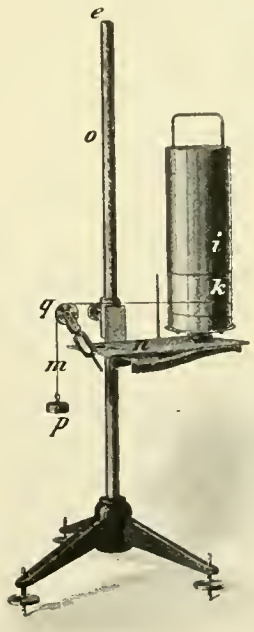


Fig. 4.

Der tote Gang des Apparates wird durch ein Spanngewicht (*p* in Fig. 4) von 50 gr beseitigt, das an einem Faden wirkt, der über die Rolle *q* geführt und um die Uhrtrommel *k* geschlungen ist. Auf diese Weise wurde in der Tat, wenigstens bei den von mir benutzten Apparaten, ein ganz gleichmäßiger Gang erzielt, wie der äquale Abstand der Striche zeigte, die mittelst eines Zeitmarkierers[2]) in

1) Man kann natürlich auch direkt den Schutzkasten, nach Entfernung des Deckels, auf einen am Stativ befindlichen Träger befestigen.

2) Über Zeitmarkierer siehe z. B. Langendorff, Physiologische Graphik 1891, S. 127. Man kann sich übrigens einen Zeitvermerker in sehr einfacher Weise herstellen, indem man einen dünnen elastischen und entsprechend gebogenen Draht in ein Stativ spannt und als Schreibzeiger dem berußten Papier anlegt. Stellt man dann zwischen diesem Schreibhebel und dem Anker eines

einstündigen oder halbstündigen Intervallen erzeugt worden waren. Dabei ist das besagte Gewicht, obgleich es an einem ziemlich großen Hebelarm angreift, doch lange nicht ausreichend um die Friktion zu überwinden, durch welche die Uhrtrommel gehalten wird. Diese Friktion gestattet aber die Trommel stets so zu drehen, daß bei der Aufstellung die Klebnaht des Papiers an die gewünschte Stelle kommt. Falls dann einmal die zur Verfügung stehende Fallhöhe des Gewichts *p* nicht ausreichen sollte, so verkürzt man den Faden *m* dadurch, daß man ihn um das Bleigewicht *p* wickelt, das zu dem Zweck an zwei opponierten Punkten mit Einkerbungen versehen ist. Es ist das eine Operation die während des Versuchs ohne irgendwelche Störung ausführbar ist.

Wenn auch nach 7 Tagen ein Wechsel des berußten Papiers nötig ist, so läßt sich doch für längere Zeit eine kontinuierliche Kurve erhalten, da die Gesamtheit der zu solchem Wechsel nötigen Operationen, sogar für zwei Apparate in 45 Min. ausführbar ist. Ich hatte deshalb keinen Grund diese Zwischenzeit durch Anwendung von Reservetrommeln zu verkürzen. Die von mir benutzten Trommeln hatten einen Umfang von 295 mm (= ca 93 mm Durchmesser) und eine Höhe von 162 mm. Doch würde man natürlich auch Trommeln von größerem Durchmesser aufsetzen können.

Mit zwei derartigen Apparaten ist fast die Gesamtzahl derjenigen Versuche durchgeführt, die bei künstlicher Beleuchtung angestellt wurden. Außerdem standen mir noch zwei, speziell zu Registrierzwecken gebaute Apparate mit rotierender Trommel zur Verfügung. Von diesen will ich denjenigen Apparat kurz beschreiben, welchen ich neuerdings von dem Mechaniker Zimmermann in Leipzig (Emilienstraße 21) anfertigen ließ, weil er eine vielseitige Verwendung zuläßt und z. B. auch zum Registrieren der Zuwachsbewegung[1]) vorzüglich geeignet ist.

Dieser Apparat (Fig. 1 S. 265) — er sei Apparat II genannt — gestattet nämlich der Trommel eine Umdrehungsgeschwindigkeit

---

kleinen, vertikal darunter stehenden Elektromagneten mittelst eines Fadens eine Verbindung her, so wird durch jede elektromagnetische Auslösung ein kurzer Vertikalstrich auf der Schreibfläche erzeugt.

1) Vgl. hierüber, Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl., Bd. 2, S. 25.

von 1 Stunde, 24 Stunden oder 8 Tagen 10 Stunden[1]) zu geben. Der Wechsel wird dadurch erreicht, daß man die Trommelachse in eines der drei Lager l' stellt und darauf an den entsprechenden der drei Triebzapfen l kuppelt, die aus dem Uhrwerk k hervorragen. Eine Klemmvorrichtung mit Mitnehmer ermöglicht die endgültige Fixierung der Trommel erst vorzunehmen, nachdem die Klebnaht des berußten Papiers an die gewünschte Stelle gebracht ist. Das starke Uhrwerk k mit 14 tägiger Gangzeit, sowie die Trommel i sind an einem Rahmen befestigt, der an dem Stativ, vermittelst der Führung n, in beliebiger Höhe festgestellt werden kann. Dieser Rahmen ist außerdem um den Zapfen m drehbar, so daß die Trommel auch in horizontale Lage gebracht werden kann. Mit der Vertikalstellung der Stativsäule, die durch die Stellschrauben hergestellt und durch das Pendel r kontrolliert wird, ist auch die vertikale, bzw. die horizontale Lage der Trommel garantiert.

Durch das 580 gr schwere Zuggewicht p, das an dem Faden p' wirkt, der vermittelst einer mit Sperrhaken versehenen Rolle um die Trommelachse gewickelt wird, ist jeder tote Gang vermieden. Um bei einstündigem Gang für das Gewicht p eine genügend große Fallhöhe zu erhalten, wird der Faden p' über die Rolle q' geführt, die sich an dem Aufsatzstück q befindet, das zur Verlängerung der Stativsäule dient.

Da die Trommel bei einem Umfang von 380 mm (Durchmesser ca 121 mm) eine Höhe von 262 mm besitzt, so lassen sich bei unseren Versuchen 2—3 Kurven übereinanderschreiben. Übrigens ist auch bei diesem Apparat der Übergang zu einer neuaufgezogenen, berußten Schreibfläche in weniger als einer halben Stunde ausführbar.

Etwas einfacher, aber nach ähnlichem Prinzip ist der andere, ältere Apparat gebaut, bei welcher der Trommel (die 360 mm Umfang besitzt und 234 mm hoch ist) eine Umdrehungszeit von 24 Stunden oder von $7^1/_2$ Tagen gegeben werden kann. (Er wird als Nr. III bezeichnet). Die Veränderung der Umdrehungszeit wird hierbei durch das Auswechseln eines Zahnrades bewirkt, das sich an der herausnehmbaren Trommelachse befindet.

1) Während der Verwendung in den hier mitzuteilenden Versuchen betrug die Umdrehungszeit 7 Tage 3 Stunden. Dieselbe wurde späterhin durch eine Konstruktionsänderung auf 8 Tage 10 Stunden gebracht.

Übrigens kann man zur graphischen Aufzeichnung der Schlafbewegungen vermittelst des Schreibhebels auch den Treppenkurven-Apparat benutzen, der vielfach zur Registrierung der Zuwachsbewegung gebraucht wird (Abbildung bei Pfeffer, Pflanzenphys. II. Aufl. Bd. 2, S. 24). Da aber bei Verwendung dieses Apparates die Lage der Schreibspitze z. B. nur von Stunde zu Stunde markiert wird, wenn man durch elektrische Auslösung in stündlichen Intervallen eine geringe Drehung der Trommel veranlaßt, so erhält man keine so kontinuierliche und so übersichtliche Kurve wie mit der gleichmäßig rotierenden Trommel. Ich habe deshalb den Treppenkurvenapparat nur ausnahmsweise benutzt, wenn keiner der übrigen Apparate frei war.

Um ein Gleiten des auf die Trommel gespannten Papiers zu vermeiden ist es, besonders bei den kleinen Trommeln (Fig. 4), anzuraten, dieses dadurch zu fixieren, daß man an zwei Stellen einen schmalen, gummierten Papierstreifen auf einige mm zwischen Papier und Trommel schiebt, darauf den freien Teil des Papierstreifens umbiegt und mittelst Gummi auf den Schlußboden der Trommel festklebt. Damit die Reibung der Schreibspitze möglichst gering ausfällt muß man sehr glattes Glanzpapier (Glacépapier) anwenden und dieses möglichst schwach berußen. In der Tat treten die Kurven auch schon dann vollkommen scharf hervor, wenn die Berußung nur bis zur tiefen Bräunung getrieben wird. Man erreicht dieses leicht, wenn man zur Berußung einen mäßig groß brennenden Schnittbrenner verwendet, der mit Gas gespeist wird, das in einem zwischengeschalteten Gefäß über Fließpapierstreifen gestrichen ist, die mit Xylol, oder (wenn man eine schnellere Berußung erhalten will) mit Benzin getränkt gehalten werden. Da es sich um verhältnismäßig geringe Flächen handelt, so läßt sich beim Drehen mit freier Hand unschwer eine gleichmäßige Berußung erzielen. Ich habe deshalb auf die Anwendung besonderer Berußungseinrichtungen[1]) verzichtet. Die Fixierung wurde in der üblichen Weise mit einer Lösung von 1 Teil gebleichten Schellack in 10—15 Teilen Spiritus vorgenommen.

1) Über Berußungseinrichtungen vgl. z. B. Langendorff, Physiologische Graphik 1891, S. 35; Heinz, Handbuch d. experimentellen Pathologie und Pharmakologie 1906, Bd. II, S. 169.

§ 3. Das Registrieren der Schlafbewegungen.

Um mit der Pflanze, die in der angegebenen Weise bandagiert ist, bequem hantieren zu können, wurde dieselbe, zusammen mit dem Schreibhebel auf einem Stativ montiert (Fig. 1, S. 265). Dabei wird der Topf auf eine fixierte Glasplatte gestellt und mit Hilfe von etwas Klebwachs usw. in eine stabile Lage gebracht, während zur Feststellung der Platte des Stativs die Stellschraube *v* dient. Sollen, wie es bei den Versuchen in künstlicher Beleuchtung geboten ist, zwei Pflanzen dicht nebeneinander aufgestellt werden, so wende ich die in Fig. 1 abgebildete Zusammenstellung an, während ich die in Fig. 5 dargestellte Anordnung benutze, wenn die Bewegung zweier Blätter derselben Pflanze gleichzeitig registriert werden soll. In diesem Falle werden die Klammern *e* und *e'* von drehbaren Muffen *i* und *i'* gehalten, die an den Querbalken *m* geklemmt sind, welcher sich an dem zweisäuligen Stativ höher und tiefer stellen läßt.

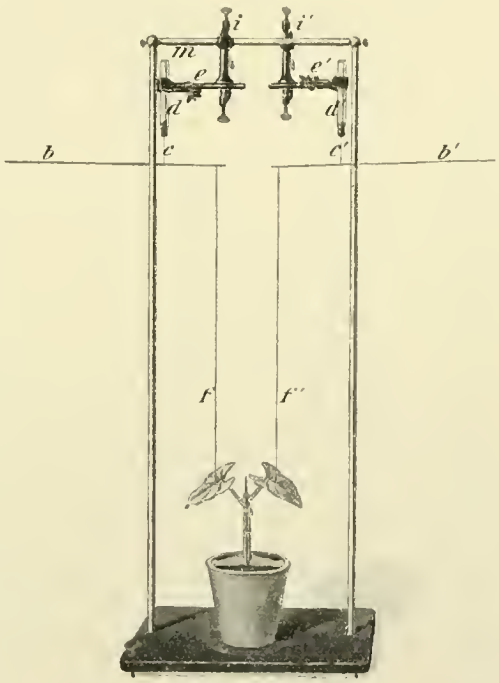


Fig. 5.

Nunmehr bringt man durch Heben oder Senken der Klammer *e* (Fig. 1) oder der Glasröhre *d* den Schreibzeiger in eine solche Lage, daß er bei der Mittellage des Blattes ungefähr horizontal steht, also infolge der Schlafbewegungen Exkursionen um diese Horizontallage ausführt. Zugleich wird dem Schreibhebel, durch entsprechende Bewegung der Klammer *e* in horizontaler Ebene, die gewünschte Richtung gegenüber der Pflanze und der Stativsäule gegeben. Sorgt man dann beim Anlegen an die Trommel dafür, daß die Schreibspitze um 0,5 bis 1,5 cm in horizontaler Richtung zurückgedrängt wird, so ist durch die entsprechende Ausbiegung des Verbindungsfadens eine leichte und bleibende Anpressung der Schreibspitze an die Trommel

erzielt.[1]) Diese Anpressung bedingt aber nur eine sehr geringe Reibung, da, wenigstens dann, wenn der Verbindungsfaden *f* 250—350 mm lang ist, schon der Zug von 4 mgr ausreicht, um die Schreibspitze um mehr als 2 cm aus der Ruhelage abzulenken. Die gewünschte Ausbiegung ist leicht herzustellen, indem man, nach fixer Aufstellung der Pflanze, den Schreibhebel in abgelenkter Lage hält, und dann die Trommel in die zuvor bestimmte Stellung bringt. Übrigens kann man auch aus der Ablenkung des Verbindungsfadens *f* die Intensität der Anpressung der Schreibspitze in zureichender Weise abschätzen.

Ist die Schreibspitze in der richtigen Weise der Trommel angelegt (vgl. Fig. 1, S. 265 und Fig. 8, S. 289), so fallen die Kurven tadellos aus. Dabei ist es einerlei mit welcher Stelle die Kante der Kapillarspitze anliegt und schreibt, wenn dafür gesorgt ist, daß diese rechtwinklig abgeschnitten, also nicht zackig ist.

Auf dem fixierten Blatte trage ich dann die Kurven ein, welche der Schreibhebel beschreiben würde, wenn er um 6, 12, 18 und 24 Uhr eine entsprechende Exkursion ausführte (vgl. Fig. 12, S. 311). Mit weißer Tinte werden ferner Tag und Stunde, sowie in der aus Fig. 12 zu ersehenden Weise, die Licht- und Dunkelperioden gekennzeichnet. Da diese aber übersichtlicher hervortreten wenn die bezüglichen Flächen hell oder dunkel gehalten sind, so habe ich es vorgezogen in dieser Weise die durchgepausten Kurven zu publizieren.

Da die Trommel durch das Uhrwerk in gleichmäßiger und bekannter Schnelligkeit bewegt wird, so genügt es, wenn man in größeren Intervallen die Lage der Zeigerspitze durch einen auf diese hinzielenden Strich markiert, den man mit einer Nadelspitze in der Rußschicht anbringt und neben den man die Zeit einschreibt. Zur genaueren Kennzeichnung der Lage der Zeigerspitze habe ich gewöhnlich durch eine leichte Erschütterung des Tisches zugleich eine kleine punktförmige Erweiterung in der Kurve hervorgerufen.

Um auf Grund dieser Marken die fraglichen Zeitkurven konstruieren zu können, muß zunächst die Linie ($s - \dot{s}$ Fig. 12, S. 311) ermittelt und ausgezogen werden, die der in horizontaler Lage

1) Es ist das auch durch Torsion des Aufhängefadens *c* (Fig. 1 und 5) zu erreichen, doch habe ich die im Text beschriebene Methode vorgezogen.

fixierte Schreibhebel, also der Drehpunkt dieses, auf der rotierenden Trommel beschreiben würde. Das ist möglich, indem man vor Abnahme der Trommel durch entsprechendes Heben und Senken des Fadens *f* (Fig. 1) die Zeigerspitze eine Kurve auf der ruhenden Papierfläche beschreiben läßt, und den Mittelpunkt des zugehörigen Kreises konstruktiv aufsucht. Da dieser Mittelpunkt von der ebenen Tischplatte gleichweit absteht wie der Drehpunkt des Schreibhebels, so läßt er sich auch durch direkte Abmessung bestimmen. Dann nimmt man die Entfernung zwischen Spitze und Drehpunkt des Schreibhebels in den Zirkel und kennzeichnet die Schnittpunkte der markierten Zeitpunkte mit der ausgezogenen Drehpunktslinie. Hierauf wird durch Anlegen der spezifischen Zeitskala die Lage der Schnittpunkte für die auszuziehenden Zeitkurven (Bogenordinaten) festgestellt, die man einfach mit der Zirkelspitze in die fixierte Rußschicht einritzt. Zu dem Zwecke befestigt man das Kurvenblatt mitsamt einem untergelegten Papierblatt auf dem Reißbrett und verlängert auf letzterem die Drehpunktslinie soweit als es das Aufsetzen der anderen Zirkelspitze erfordert. Die spezifische Zeitskala, die man natürlich für jeden Apparat besonders herstellen muß, gewinnt man entweder durch automatische Markierung vermittelst eines Zeitvermerkers (vgl. S. 271), oder indem man die Fortbewegung der Trommel gegenüber einem fixen Punkte für einen längeren Zeitraum markiert und die so abgegrenzte Strecke entsprechend einteilt.

Auf diese Weise wird eine genaue Markierung der Zeit erzielt, wobei zugleich die Übereinstimmung der Lage der angebrachten Zeitmarken mit der spezifischen Zeitskala eine Kontrolle für den exakten Gang der Uhr abgibt. Ich konnte deshalb von einer besonderen automatischen Zeitmarkierung absehen, die ohnehin nur Bedeutung hätte, wenn durch sie die Lage der Schreibhebelspitze zu gegebener Zeit gekennzeichnet würde. Ich habe übrigens eine derartige automatische Markierung zeitweilig dadurch ausgeführt, daß ich an die Stativsäule (Fig. 1, S. 265) einen kleinen Elektromagneten befestigte, der durch den Anschlag des Ankers eine schwache Erschütterung und dadurch eine punktförmige Erweiterung der Kurve verursachte. Auf diese Weise wurde z. B. jede 6. Stunde gekennzeichnet, wenn die Uhr in einem solchen Intervall eine Auslösung besorgte.

Die registrierten Kurven zeigen zwar an, ob das Blatt sich

hebt oder senkt, sagen aber nichts darüber aus, ob die Bewegung dauernd in der Vertikalebene, also ohne Abweichung aus dieser stattfand. Die Bewegung des Schreibhebels markiert überhaupt nur die vertikale Hebung und Senkung des Blattes an dem Befestigungspunkte des Verbindungsfadens *f* (Fig. 1 und 5). Somit ist aus den geschriebenen Kurven nicht unmittelbar die Winkelbewegung des Blattes abzulesen, und das selbst dann nicht, wenn wir nur die nicht mehr wachsenden Bewegungsgelenke in das Auge fassen, bei denen annähernd ähnliche Verhältnisse realisiert sind, wie bei einem Hebel, der sich um einen festen Drehpunkt bewegt. Denn die fragliche Senkung entspricht ja dem Sinus der Winkelbewegung, ist dieser also annähernd proportional so lange das Blatt nicht über 20 Grad aus der Horizontallage abgelenkt wird, und nimmt mit zunehmender Annäherung des Blattes an die Vertikalstellung in einem schneller steigenden Verhältnis ab.

Diese Verminderung des Ausschlags des Schreibhebels für gleiche Winkelbewegung tritt z. B. bei den primären Blattstielen von Mimosa deshalb nicht auffällig hervor, weil sich dieselben zumeist nicht über 40—50 Grad aus der Horizontallage entfernen, wird aber schließlich sehr ansehnlich bei Blättern, die in der Nachtstellung eine vertikale Lage erreichen. Jedoch kommt eine so weit gehende Verminderung des Hebelausschlags bei unseren Versuchen mit Phaseolus deshalb nicht zustande, weil sich der Verbindungsfaden nach einer gewissen Senkung der Glaskapillare anlegt, die in der früher angegebenen Weise durch die Blattlamina gesteckt ist (Fig. 2 bei *t*, S. 267). Denn auf diese Weise wird der Verbindungsfaden in einem gewissen Abstand von dem Bewegungsgelenk gehalten und seine Senkung schreitet deshalb mit der zunehmenden Winkelbewegung des Blattes in analoger Weise fort, wie bei einem Blatte, das sich aus horizontaler Lage bewegt und bei dem der Verbindungsfaden in demselben Abstand von dem Gelenk angebracht ist. Faktisch erreichte in unseren Versuchen mit Phaseolus die Senkung des Schreibhebels für die gleiche Winkelbewegung des Blattes nicht wieder dieselbe Höhe wie bei der beginnenden Ablenkung des Blattes aus der Horizontallage, da der Abstand zwischen der Anheftungsstelle des Verbindungsfadens an der Blattrippe und dem Gelenk zumeist 15—23 mm, der Abstand zwischen Glaskapillare und Gelenk aber gewöhnlich nur 7—14 mm betrug. War dieser Abstand, wie es in einigen

Versuchen zutraf, nur 4—6 mm, so erscheinen in den registrierten Kurven die autonomen Oszillationen, obgleich bei ihnen das Blatt nur 30—50 Grad aus der Horizontallage abgelenkt wird, verhältnismäßig ansehnlich, weil die fernere Senkung des Blattes bis zur Vertikalstellung nur einen relativ geringen Ausschlag des Schreibhebels bewirkt.

Ebenso ist es klar, daß bei der Registrierung der Blättchenbewegung von Albizzia usw. der Ausschlag des Schreibhebels mit der zunehmenden Erhebung der Glimmerblättchen in steigendem Grade abnimmt (vgl. Fig. 3 und § 6).[1])

Die Exkursionen des Schreibhebels fallen aber annähernd proportional den Hebungen und Senkungen des Verbindungsfadens aus (vgl. Fig. 1 u. 5). Denn falls letzterer an dem 90 mm langen, horizontalen Arm des Schreibhebels angreift, wird dieser eine Winkelbewegung von weniger als 15 Grad ausführen, wenn die Senkung des Verbindungsfadens 20 mm beträgt. Das ist annähernd der Fall, wenn sich ein Blatt, bei dem der Verbindungsfaden 20 mm vom Gelenk entfernt befestigt ist, aus der horizontalen in die vertikale Lage begibt. Unter solchen Umständen wird die Spitze des schreibenden Arms des Hebels, sofern dieser Arm

---

1) Rechnerisch ergeben sich die Hebung und Senkung des Verbindungsfadens f, also des aus den beiden Glimmerblättchen und dem verbindenden Faden gebildeten Trapezes (Fig. 3 *A* u. *B*), nachdem man die Hilfslinien $i + k$ und l gezogen hat (Fig. 6). Denn da $k = g \cdot \cos\alpha$ und $l = g \cdot \sin\alpha$, sowie $i = \sqrt{h^2 - g^2 \cdot \sin^2\alpha}$, so ist $k + i = g \cos\alpha + \sqrt{h^2 - g^2 \sin^2\alpha}$. Die Länge von g (Glimmerblättchen) und h (Seite des Fadendreiecks) sind aber bekannt. Bequemer ist es die Lagen eines Glimmerblättchens g und des zugehörigen Fadens h für jede Hebung des Glimmerblättchens um je 10 Grad in etwa 5facher Vergrößerung aufzuzeichnen und dann das Fortrücken der Trapezspitze, welches ja die Verschiebung des Verbindungsfadens f bestimmt, abzumessen. Setzt man g (Glimmerblättchen + Fadenscharnier) 16 mm, $h = 32$ mm (vgl. § 6), so erhält man bei der Bewegung eines Glimmerblättchens aus der Horizontallage $= 0^0$ annähernd folgendes Fortrücken der Trapezspitze: von 0—40^0 für je $10^0 = 3$ mm; von 40—$50^0 = 2{,}7$ mm; 50—$60^0 = 2{,}2$ mm; 60—$70^0 = 1{,}8$ mm; 70—$80^0 = 1{,}1$ mm; 80—$90^0 = 0{,}4$ mm. Bei Verwendung eines zweifach vergrößernden Schreibhebels wird also ein doppelt so großer Ausschlag in der Kurve aufgezeichnet. Dieser beträgt dann im ganzen ungefähr 40 mm, da die Trapezspitze um ca. 20 mm fortrückt, wenn sich ein jedes der beiden Glimmerblättchen aus der Horizontallage um 80^0 erhebt.

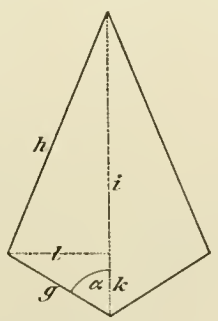


Fig. 6.

180 mm lang ist, eine Strecke von ca. 40 mm durchlaufen. Derartige Ablenkungen aus der Horizontallage wurden aber in unseren Versuchen in der Regel nicht erreicht und nur vereinzelt ein wenig überschritten.

Auf Grund der zur Verfügung stehenden Daten würde sich (auch für die Versuche mit dem Blatte von Phaseolus) aus der registrierten Kurve auch die Kurve für die reale Winkelbewegung des Blattes konstruieren lassen. Diese Ermittlung habe ich indes unterlassen, da der Gang der Schlafbewegungen in der Hauptsache durch die registrierten Kurven genügend charakterisiert wird. Übrigens läßt sich die einem Punkte der Kurve entsprechende Lage des Blattes annähernd abschätzen, wenn man die Blattlage kennt, welche dem höchsten und tiefsten Punkte der Kurve entspricht. Diese Lage ist entweder in den Einzelversuchen angegeben oder annähernd aus der bekannten Situation in der Tag- und Nachtstellung zu entnehmen. Sofern in der letzteren die Blätter oder Blättchen, infolge der Anpressung, sich einige Zeit nicht weiter bewegen können, so macht sich das durch ein horizontal verlaufendes Kurvenstück bemerklich. Doch ist vielfach auch die Tagstellung durch ein längeres Verharren der Kurve in einer bestimmten Lage (mit oder ohne Oszillationen) zu erkennen (vgl. z. B. Fig. 12 usw.).

Ohne Belang ist es aber, daß die Schreibspitze sich in umgekehrter Richtung bewegt wie das Blatt, daß also der Senkungsbewegung des Blattes ein Ansteigen, der Hebungsbewegung des Blattes ein Fallen der registrierten Kurve entspricht. Durch die Überschrift, bzw. Unterschrift, „Tagstellung" und „Nachtstellung" ist übrigens bei den publizierten Kurven der Sinn der realen Bewegungen des Versuchsobjekts gekennzeichnet.

Die Schiefstellung, welche der 250—350 mm lange Verbindungsfaden *f* (Fig. 1 u. 5) durch die Bewegung von Blatt und Schreibhebel in der Vertikalebene erfährt, ist so gering, daß dieselbe praktisch nicht in Betracht kommt. Da ferner der Schreibhebel auf der Trommel eine gerade Linie dann schreibt, wenn der Verbindungsfaden auf der Stativplatte unverrückbar fixiert ist, während Luftfeuchtigkeit[1]), Temperatur, Beleuchtung usw. in den bei unseren Versuchen in Betracht kommenden Grenzen schwanken, so ist

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I. Aufl., 1881, Bd. 2, S. 87.

damit erwiesen, daß diese und andere Faktoren keinen merklichen Einfluß ausüben, daß also auch die geringe Spannung zum korrekten Funktionieren des Schreibzeigers ausreicht.[1]) Auch sind die Anpressung des Schreibhebels (S. 269), und damit die elastische Ausbiegung der Glaskapillare so gering, daß diese Ausbiegung ganz belanglos ist.

Natürlich muß für genügend zitterfreie und windfreie Aufstellung gesorgt sein. Jedoch verursacht eine ganz schwache Erschütterung nur eine nicht weiter störende geringe, punktförmige Erweiterung in der Kurve. Einen anderen Erfolg hat es auch nicht, wenn der sanft angedrückte Schreibhebel durch einen leichten Luftzug einmal vorübergehend von der Trommel abgehoben wird. Störender können Fliegen dadurch werden, daß sie sich auf den Schreibhebel setzen oder ihre Spuren auf der berußten Schreibfläche hinterlassen. In dem Zimmer, in dem ich mit künstlicher Beleuchtung arbeitete, konnte ich durch Aufstellen von Giftpapier und Fliegenleim die Fliegen ausschließen, während dieses z. B. in dem bei anderen Versuchen benutzten Nordhause (vgl. S. 303) nicht vollkommen gelang.

Bei unserer Methodik ist es geboten sich an Organe zu halten, die sich in der Hauptsache in einer Vertikalebene bewegen, da Blätter die allzu ansehnliche seitliche Exkursionen oder gar Torsionen ausführen, zur Registrierung der Bewegungen weniger oder auch garnicht geeignet sind (Über die Blätter von Albizzia usw. vgl. § 6). Jedoch wird durch mäßige Abweichungen aus der Vertikalebene der Hauptcharakter der Schlafbewegungen nicht beeinträchtigt, obgleich von der Bewegungsgröße dieser Ausbiegungen nur die Projektion auf die Vertikale aufgezeichnet wird. Selbst wenn einmal eine ansehnliche Seitenbewegung für beschränkte Zeit die Abhebung des Schreibhebels von der Trommel herbeiführen sollte, so verliert dadurch die Kurve nicht ihre Brauchbarkeit.

Andererseits wird eine entgegengesetzt gerichtete Seitenbewegung des Blattes durch die erhöhte Ausbiegung des Verbindungsfadens (*f* Fig. 1 u. 5) eine gesteigerte Anpressung der

1) Es empfiehlt sich den Verbindungsfaden (*f* Fig. 1 u. 5), nach dem Montieren auf dem Stativ, etwas zu benetzen und dann unter der gegebenen Spannung trocknen zu lassen, weil der Faden auf diese Weise besser gerade gestreckt wird.

Schreibspitze zur Folge haben. Erreicht diese absolut geringe Steigerung (vgl. S. 269) einen gewissen Wert, so kann sie bewirken, daß in der Kurve kleine Treppenabsätze von 1·2—3·4 mm auftreten, weil zeitweise ein plötzlicher Ausgleich der geringen Spannung eintritt, der dadurch entsteht, daß der Schreibhebel von der rotierenden Trommel ein wenig mitgezogen wird oder dadurch daß die angestrebte Hebung oder Senkung bis zum Anschwellen auf eine gewisse Energie gehemmt wird.

Da aber bei schwacher Berußung diese Treppchen nur ausnahmsweise auftreten, und da sie zudem keine wesentliche Bedeutung haben, so hatte ich keinen Grund diese Treppchen, soweit sie durch das Mitnehmen der Schreibspitze bedingt sind, dadurch unmöglich zu machen, daß ich einen Schreibhebel mit nicht ausbiegbarem Lager anwandte. Ja, ich ließ die Benutzung derartiger Schreibhebel[1]) bald fallen, weil mit unserer einfachen Einrichtung viel leichter eine ganz schwache Anpressung der Schreibspitze hergestellt und erhalten werden kann, als mit Schreibhebeln, bei denen der Kontakt der Schreibspitze durch Federung des Hebelarms erzielt werden muß. Zudem wird selbst durch die Verwendung eines möglichst friktionslosen Lagers keine größere Beweglichkeit des Schreibhebels erzielt, als bei unserer Aufhängung (vgl. S. 264), die allerdings nur bei langsamer Bewegung der Schreibfläche anwendbar ist.

Weil bei unseren Versuchen nur eine sehr geringe Friktion zulässig ist, läßt sich nicht wohl die sogenannte Stirnschreibung anwenden.[2]) Ebenso empfiehlt es sich aus verschiedenen Gründen nicht, eine geradlinige Führung der Schreibspitze, so wie es bei der Registrierung der Zuwachsbewegung üblich ist[3]), durch Führung des Verbindungsfadens und der Schreibeinrichtung über eine Rolle herzustellen.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die auf eine Zylinderfläche und die auf eine ebene Fläche geschriebenen Bogenkurven nicht absolut übereinstimmen.[4]) Doch ist der Unterschied zwischen beiden bei den für uns in Betracht kommenden Dimen-

1) Über Schreibhebel vgl. z. B. Langendorff, Physiol. Graphik 1891, S. 45, 54; Heinz, Handbuch d. experimentell. Pathologie u. Pharmakologie 1905, Bd. I, S. 495.

2) Siehe Langendorff, l. c. S. 50.

3) Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., 1904, Bd. 2, S. 25.

4) Siehe hierüber Langendorff, l. c. S. 49, 111.

sionen und Ausschlägen so gering, daß man kaum eine Differenz erkennt, wenn man zwei Kurven aufeinander legt, von denen die eine auf die zylindrische, die andere mit demselben Radius auf eine ebene Fläche geschrieben wurde. Wenigstens gilt dieses für einen schreibenden Arm von 160 mm Länge und bei Ablenkungen von 40—50 mm aus der Horizontallage (wie sie in unseren Versuchen meist nicht vorkamen) sogar für die kleinste Trommel von 93 mm Durchmesser (S. 272). Da diese aber bei den Versuchen in künstlicher Beleuchtung Vorteile gewährte, so durfte ich dieselbe ohne Bedenken anwenden. Auch hatte ich keinen Grund, etwa durch Anwendung der Heringschen[1]) Schleife, das Schreiben auf eine Zylinderfläche zu vermeiden.

Aus allen diesen Erörterungen ist zu ersehen, daß mit unserer Methode eine mehr als ausreichende Genauigkeit erzielt wird. Tatsächlich zeigen die Kurven eine jede vertikal gerichtete Bewegung des Versuchsobjekts an, und die Ausschläge sind ansehnlich genug, um selbst sehr kleine Oszillationen zu kennzeichnen, auf die es bei unseren Studien gar nicht ankommt. Denn wenn z. B. ein Blatt, bei dem der Verbindungsfaden 20 mm von dem Gelenk entfernt angebracht ist, sich aus der horizontalen bis zur vertikalen Lage senkt und hierdurch, bei Anwendung eines zweifach vergrößernden Schreibhebels, in der Kurve einen Ausschlag von ca. 40 mm bewirkt, so wird im Mittel durch die Bewegung des Blattes um einen Bogengrad eine Hebung der Kurve um 0,44 mm hervorgerufen. Tatsächlich läßt sich aber in der Kurve eine solche Verschiebung, ja sogar eine solche von $^1/_4$ mm, sicher erkennen.

Da sich die Trommel des Thermographenapparates (Apparat Nr. 1) in der Stunde nur um 1,67 mm fortbewegt und da bei dem Markieren der Zeit, Ausziehen der Zeitkurven usw., kleine Fehler unvermeidlich sind, so muß man bei dem Bestimmen der Zeit für einen Kurvenpunkt mit einem Fehler von $^1/_4$ Stunde rechnen.[2]) Diese Annäherung, die für unsere Zwecke völlig ausreicht, wird natürlich dann gesteigert, wenn z. B., speziell bei einer Verdunklung oder Erhellung, die augenblickliche Lage der

1) Vgl. z. B. Langendorff, l. c. S. 27.

2) Das gilt für die Originalaufnahmen. Da die hier mitgeteilten Kurven aber in der Regel auf $^2/_3$ reduziert sind, so fällt die Ausmessung an ihnen ententsprechend ungenauer aus.

Schreibspitze besonders markiert wird. Handelt es sich um genauere Zeitbestimmungen, so muß man eben eine Trommel mit 24 stündiger Umdrehungszeit benutzen, sowie man ja auch andere, nämlich stärker vergrößernde Methoden anwenden muß, wenn man die kleinsten Oszillationen verfolgen will.

Bei Benutzung einer Trommel von 24 stündiger Drehzeit gewinnt man aber, auch beim Übereinanderschreiben der Kurven, eine viel schlechtere Übersicht über den Verlauf der Tagesbewegungen, als bei deren Aufzeichnung auf eine langsam rotierende Trommel. Hierbei wird die Übersicht nicht dadurch gestört, daß bei der angewandten Hebelschreibung die Kurven auf Bogenordinaten zu beziehen sind. Auch ist es leicht für jeden zwischen den eingetragenen Zeitkurven liegenden Kurvenpunkt die Zeit zu bestimmen, indem man einen geeigneten Maßstab anlegt, z. B. eine Glas- oder transparente Zelluloidplatte, auf der die entsprechenden Bogenordinaten für jede Stunde aufgezeichnet sind.

Bei ausgewachsenen Organen, die wir zunächst im Auge hatten, fallen die besonderen Nachteile weg, die bei den noch wachsenden Blättern durch die Verlängerung dieser und des tragenden Stengels hervorgerufen werden. Nun kann man zwar in manchen Fällen, z. B. bei Impatiens parviflora, die Lage der Blattbasis dadurch fixieren, daß man oberhalb und unterhalb dieser den Stengel mit Bast an den unverrückbar befestigten Holzstab (vgl. *u* Fig. 2, S. 267) anbindet, und es bedingt, wenigstens für eine gewisse Zeit, keine Störungen, daß sich der unterhalb des Fixierpunktes befindliche, wachsende Stengelteil seitlich ausbiegt. Indessen wird dann immer noch, durch die Vergrößerung des Abstandes zwischen Blattbasis und Anheftepunkt des Verbindungsfadens (*f* Fig. 1 u. 2), sowie durch die Verschiebung der wachsenden und krümmungstätigen Zone, der Ausschlag des Schreibhebels verändert und zwar im allgemeinen vergrößert. Immerhin läßt sich durch Arbeiten bei einer mäßigen Temperatur (15—18° C) erreichen, daß die Bewegung eines Blattes für eine ganze Reihe von Tagen registriert werden kann, ohne daß sich der Ausschlag in der Kurve allzusehr ändert. Nötigenfalls wird man den Anheftepunkt des Schreibhebels gegen die Blattbasis verrücken oder, wo es sich um fortgesetzte Beobachtungen an demselben Individuum handelt, nach einiger Zeit ein jüngeres Blatt zum Zwecke der Registrierung bandagieren müssen.

Bei Variationsbewegungen kommen derartige Einflüsse bis zu einem gewissen Grade nur dann in Frage, wenn man mit noch nicht ganz ausgewachsenen Organen arbeitet. Jedoch hat es auf den Charakter der Kurve keinen störenden Einfluß, wenn z. B. bei dem Blatte von Phaseolus die Distanz zwischen Gelenk und Anheftepunkt des Fadens ganz allmählich um 1 oder 2 mm vergrößert wird, oder wenn das Laminargelenk durch das allmähliche Wachstum des Blattstiels mit der Zeit um eine ähnliche Größe hinausgeschoben wird. Übrigens ist es, besonders bei langdauernden Versuchen mit Blattgelenken, ebenfalls vorteilhaft bei mäßiger Temperatur zu arbeiten, weil sich dabei der Zustand des Blattes langsamer ändert.

Wenn auch die von uns angewandte Methode auf Ausnutzung der beim Registrieren üblichen Prinzipien[1]) beruht, so schien doch eine genügende Beschreibung geboten, um diese spezielle Anpassung, die vielfache Verwendung zuläßt, allgemein zugänglich zu machen. Daß ich selbst bei früheren Untersuchungen (1875) unliebsamer Weise auf die Anwendung selbstregistrierender Apparate verzichten mußte, wurde bereits (S. 261) erwähnt.[2]) Weiterhin wurden dann die Schlafbewegungen der Blätter von Maranta von Baranetzky[3]) nach einer Methode registriert, die, wie der Autor selbst hervorhebt, nur für sehr kräftige Blätter brauchbar ist. Dem Wesen nach wurde hierbei durch das Blatt ein Räderwerk in Bewegung gesetzt, das nach einer gewissen Umdrehung, durch elektrische Auslösung, eine kleine Verschiebung des Schreibzeigers und hierdurch auf der sich einmal in 24 Stunden umdrehenden Trommel die Aufzeichnung einer Treppenkurve veranlaßte.

Nachdem ich schon längere Zeit mit der beschriebenen Methode gearbeitet hatte, erschien ein Werk von Bose[4]), in dem zahlreiche Versuche mitgeteilt sind, bei welchen verschiedene graphische Methoden in ausgedehnter Weise zur Registrierung pflanzlicher Bewegungen benutzt wurden. Doch wurden vorzugsweise schnelle

1) Siehe z. B. Langendorff, l. c., Heinz, l. c. — Über die Registrierung der Zuwachsbewegung siehe Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, S. 25.

2) Eine Registrierung der auf Stoß erfolgenden Reizbewegung des primären Blattstiels von Mimosa pudica wurde untersucht von P. Bert, Recherch. s. l. mouvement d. l. sensitive, 2 mèm. S. 82. Separatab. a. Mémoir. d. l'Acad. d. sc. phys. et naturell. d. Bordeaux 1870, Bd. 7.

3) Baranetzky, Bericht. d. Botan. Gesellsch. 1899, S. 190.

4) Bose, Plant Response, 1906.

Bewegungen, oder langsamere bei starker Vergrößerung, während kurzer Zeit verfolgt, und zwar zumeist in der Weise, daß nach bekannten Prinzipien[1]) ein reflektierter Lichtstrahl als Schreibhebel diente, dessen Bewegungen auf einer schneller rotierenden Trommel photographisch aufgezeichnet wurden. Dabei befand sich der reflektierende Spiegel an einer Welle, die einen Hebelarm besaß, der durch einen Faden mit dem Pflanzenorgan verbunden war und durch dieses in Bewegung gesetzt wurde. Solche optische Methoden sind ohne Frage in vielen Fällen und z. B. da geboten, wo es sich um eine stärkere Vergrößerung handelt, die ohne Mühe mit dem Lichtstrahl als gewichtslosen Hebelarm, aber nur schwer oder gar nicht mit einem realen Schreibhebel ausführbar sind. Doch dürfte zur Registrierung langsamer Bewegungen, besonders solcher, die während langer Zeit fortgesetzt werden müssen, die Aufzeichnung auf berußtes Papier vorzuziehen sein, sofern dieselbe mit genügender Exaktheit ausführbar ist. Übrigens hat auch Bose (l. c. S. 681) auf solche Weise eine Schlafbewegung registriert.

Die Verkettung der Pflanze mittels eines Fadens, die auch bei der eben erwähnten optischen Methode nötig ist, fällt aber ganz weg bei direkter photographischer Aufnahme, wie ich sie in automatisch regulierter Weise anwandte, um Bildserien (auch von Schlafbewegungen) für die kinematographische Vorführung von pflanzlichen Bewegungsvorgängen zu gewinnen.[2]) Tatsächlich kann man auf diese Weise, bei genügend schneller Aufeinanderfolge der Aufnahmen, ein zureichendes Bild der Bewegungen, und zwar auch solcher von wachsenden Organen, erhalten. Auch würde es, bei gleichzeitiger Aufnahme in zwei zueinander senkrechten Ebenen[3]), möglich sein, die nötigen Unterlagen zu gewinnen, um die von dem Organ beschriebene Raumkurve zu konstruieren. Indes ist diese Methode, die wenigstens in gewissen Fällen den Vorzug verdienen dürfte, bei Ausdehnung auf lange Zeit sehr kostspielig. Zudem ist sie speziell zur Verfolgung der Schlafbewegungen des-

1) Vgl. z. B. Langendorff, l. c. S. 81; O. Franck, Zeitschrift f. Biologie 1901, N. F. Bd. 23, S. 295.

2) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. 35, S. 738; R. Scott, Annals of Botany 1903, Bd. 17, S. 771.

3) M. Dewèvre et E. Bordage, Revue générale d. Botan. 1872, Bd. 4, S. 65. Über die von Darwin und anderen benutzte Methode zur Beobachtung der nutierenden Bewegungen siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 387.

halb nicht wohl geeignet, weil die Aufnahmen während der Dunkelperioden eine transitorische Beleuchtung nötig machen.

Die von uns benutzte Methode ist auch brauchbar, um z. B. die Bewegungen eines Perigonzipfels der Blüte von Tulipa, Crocus usw. aufzuzeichnen. Tatsächlich habe ich mit diesen Objekten einige Registrierungen in der Weise ausgeführt, daß an geeigneter Stelle eine Rolle aufgestellt und der Verbindungsfaden so über diese geführt wurde, daß er einerseits senkrecht an dem horizontal gerichteten Schreibzeiger und andererseits senkrecht oder in der gewünschten Neigung an dem Perigonzipfel angriff. Bei Anwendung einer sehr leicht beweglichen Rolle genügte es auch in diesem Falle, dem schreibenden Arme des Hebels ein Übergewicht von 6—7 cgr zu geben (vgl. S. 266). Übrigens würde man die Bewegungen auf eine horizontal gerichtete Trommel (vgl. S. 273) ohne Benutzung einer Rolle aufschreiben können.

In der besagten Weise läßt sich z. B. auch eine heliotropische Bewegung[1]) registrieren, während zur Aufzeichnung der geotropischen Reaktion das horizontal gelegte Gebilde direkt mit dem horizontal gerichteten Schreibhebel verkettet werden kann. Natürlich wird, analog wie bei den Blättern (S. 278), der Ausschlag des Schreibhebels, der zunächst annähernd proportional der Winkelbewegung des sich krümmenden Organes ist, mit der fortschreitenden Bewegung schneller und schneller abnehmen. Jedoch wird man auch hier diese schnelle Abnahme, analog wie bei Phaseolus (S. 267), u. a. dadurch verhüten können, daß man dafür sorgt, daß sich der Verbindungsfaden zur gewünschten Zeit auf eine Stütze, z. B. auf eine Rolle auflegt. Ferner könnte man das sich krümmende Organ gegen einen Kurbelgriff wirken und durch diesen eine richtig aufgestellte Rolle in Bewegung setzen lassen, deren Bewegung dann direkt oder indirekt auf berußtes Papier aufzuzeichnen wäre.

Mit den angedeuteten Mitteln, oder auch unter Benutzung des Prinzips, das bei der Verwendung der Glimmerblättchen (S. 268) in Anwendung kam, würde es z. B. auch möglich sein, die Schlafbewegungen der Blütenköpfchen von Kompositen usw. zu registrieren.

---

1) Über Registrierung heliotropischer Bewegungen siehe Bose, l. c. S. 591.

§ 4. Die Einrichtungen für Beleuchtung und Beleuchtungswechsel.

Zu künstlicher Beleuchtung benutzte ich elektrisches Licht, und zwar in der Regel Tantallampen. Nur bei einer kleinen Anzahl von Versuchen verwandte ich Quecksilberlicht.

Bei den Versuchen im Tantallicht werden die Pflanzen zwischen zwei Küvetten aufgestellt (Fig. 7 u. 8 *q* u. *q'*), auf deren anderen Seite, und zwar umgeben von den blanken Weißblechschirmen *m* und *m'* sich je 2 oder 1 Tantallampe *l* befinden. Die Pflanzen erhalten also, außer dem direkten, auch das durch die Schirme reflektierte Licht. Dabei wird durch die in jeder Küvette befindliche, ca. 65 mm dicke Wasserschicht für die Absorption der Wärmestrahlen gesorgt. Diese Küvetten, die aus einem vernickelten Messingrahmen mit eingesetzten Spiegelscheiben bestehen, sind 38.5 cm breit und 36 cm hoch, und gestatten deshalb gleichzeitig die Bewegungen von zwei Blättern zu registrieren. Gehörten diese zwei Individuen an, so wurde die in Fig. 1 (S. 265) dargestellte Zusammenstellung benutzt, während die in Fig. 5 (S. 275) abgebildete Montierung dann in Anwendung kam, wenn es sich um zwei Blätter desselben Individuums handelte.

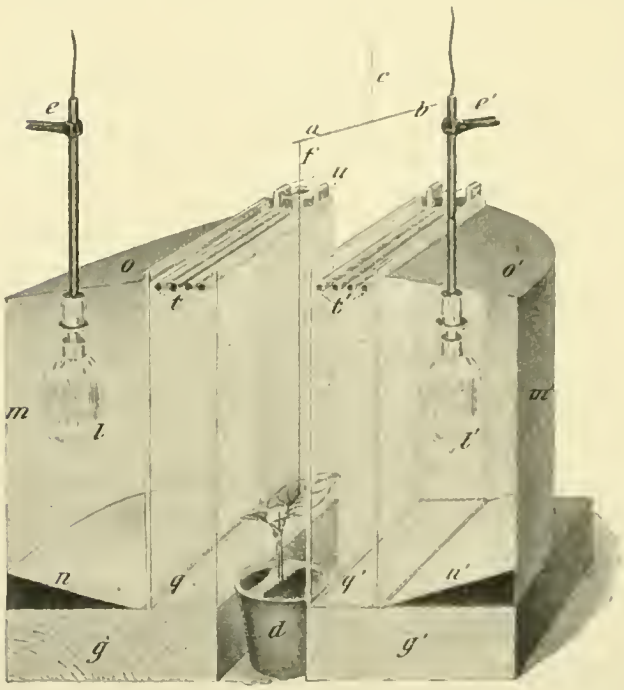


Fig. 7.

In jedem Falle wurde das fertig montierte Stativ zwischen die zuvor aufgestellten Küvetten geschoben, die, um eine möglichst starke Beleuchtung zu erhalten, zumeist bis auf einen Abstand von 14—16 cm genähert waren. Dann wurden die Schreibhebel so gerichtet und die Registrierapparate so angeschoben, daß

die Trommeln c und c', sowie die Schreibzeiger b und b' in die aus der Fig. 8 ersichtliche Lage kamen.

Durch untergelegte Holzklötze g und g' (Fig. 7) wurden die Küvetten so weit gehoben, als es nötig war, um die Versuchsobjekte in die günstigste Beleuchtung zu bringen. Dabei wurden die Tantallampen l entweder auf dieselbe Höhe wie die Versuchspflanzen, oder zumeist etwas höher gestellt, um, wie es im Tageslicht der Fall ist, eine etwas stärkere Beleuchtung der Blattoberseite zu erzielen. Zu diesem Zwecke wurde nötigenfalls die Reflexwirkung des unteren Weißblechbodens n durch Belegen desselben mit schwarzem Papier ausgeschaltet. Befanden sich hinter jeder Küvette zwei Lampen l, so wurden diese in der aus der Fig. 8 ersichtlichen Weise verteilt. Das Ausbleiben von heliotropischen Wendungen gegen die Küvettenscheiben zeigte an, daß die Organe von beiden Seiten eine gleichstarke Beleuchtung erhielten. Dasselbe Resultat wurde auch beobachtet, wenn sich hinter jeder Küvette, und zwar in der Mitte dieser, nur eine Lampe befand. In beiden Fällen ergab sich aus dem Verhalten der zum Registrieren benutzten Blätter, daß in der Regel auch in der Richtung parallel zu den Küvettenscheiben keine heliotropisch wirksame Lichtdifferenz bestand. Dagegen erfuhren die nicht benutzten Blätter eine schwache, nach innen gerichtete heliotropische Orientierung gewöhnlich dann, wenn sie weit gegen das Ende der Küvette, also gegen den Registrierapparat hin, standen. Als eine Folge davon, daß das Licht gegen das Ende der Küvetten hin schließlich abnimmt, ist dieses Resultat verständlich.

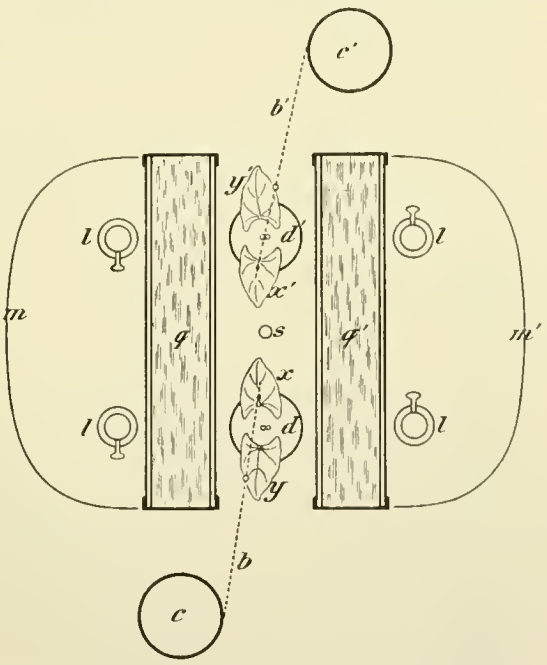


Fig. 8.

Bei Anwendung von zusammen 4 Tantallampen befand sich die Pflanze, wie schon der Augenschein lehrte, in einer sehr

starken Beleuchtung. Tatsächlich wurden in diesem Licht von Elodea canadensis ungefähr gleichviel Gasblasen ausgeschieden, wie an einem hellen Junitage in den Mittagsstunden hinter einem Ostfenster und ebenso in dem nach Norden gerichteten, dem Institut angebauten Gewächshäuschen, an der Stelle, an welcher die Pflanzen bei den Versuchen im Tageslicht aufgestellt wurden. Dagegen war zu derselben Schwärzung des Indikatorpapiers in Wynnes Expositionsmesser in dem künstlichen Licht ungefähr 7—9mal mehr Zeit nötig als in dem besagten Tageslicht.[1]) Diese relativ geringere Produktion von kurzwelligen Strahlen kommt übrigens ebenso den andersartigen elektrischen Glühlampen zu (vgl. S. 299).

Die ersten Versuche bei künstlicher Beleuchtung wurden in dem großen Dunkelzimmer des botanischen Instituts, alle weiteren aber in einem kleineren, 5,7 m langen, 3,2 m breiten, 3,2 m hohen Zimmer des Kellergeschosses angestellt, dessen Fußboden erheblich unter dem Bodenniveau liegt und das vollkommen verdunkelt war. In diesem Raume, der nur von mir betreten wurde, gewährte schon der auf den ursprünglichen Holzfußboden gestellte Tisch eine genügend zitterfreie Aufstellung, die noch vollständiger wurde, nachdem dieser Holzboden durch Terrazzo ersetzt worden war.

Dieses Zimmer wurde gewöhnlich auf 17—19° C. gehalten und zwar durch einen lichtdichten Ventilationsgasofen, der, vermöge einer doppelten Brennereinrichtung, auch eine minimale Wärmeentwicklung gestattete. Dabei schwankte die Temperatur während eines Tages gewöhnlich nur um 1/4, selten um 1/2 Grad und änderte sich auch im Laufe von einer bis einigen Wochen entweder garnicht oder höchstens um 1° C. Eine solche Konstanz war ohne eine automatische Regulierung deshalb zu erreichen, weil sich die Temperatur auch sehr wenig in dem ungeheizten Raum veränderte, dessen Ostfenster gegen die Sonnenstrahlen durch eine vorgebaute Holzwand gedeckt war. Dabei stieg die

1) Da eine nähere Präzision ohne Belang sein würde, so konnte ich es bei diesen nur ganz annähernden Bestimmungen bewenden lassen. Ich hatte deshalb auch keinen Grund, eine bessere Bestimmung der chemischen Wirkung des Lichts anzuwenden, wie sie mit der von Wiesner benutzten Methode möglich ist. Wiesner, Unters. über d. photochemische Klima von Wien, Cairo und Buitenzorg 1896, S. 4.

Zimmertemperatur im Sommer nur bis 20,5° C, so daß, abgesehen von ungefähr 2 Monaten, während des ganzen Jahres, eine gewisse Heizung nötig war.

Die Luftfeuchtigkeit, die ebenfalls wenig schwankte, betrug gewöhnlich 60—70 Proz., und sank auch im Winter höchstens auf 57 Proz. Es wurde dieses erreicht, indem durch Verdampfung auf dem Gasofen und besonders durch naß gehaltene Tücher in genügendem Maße Wasserdampf zugeführt wurde. Zu dem Zwecke war auf einem Bocke in einem größeren Waschfaß ein etwas kleineres aufgestellt, von dem Tücher (Sacktuch) herabhingen, die dadurch feucht gehalten wurden, daß sie in das in dem oberen Faß befindliche Wasser tauchten. Da dieses immer wieder aufgefüllt und nachgefüllt wurde, so dauerte der kapillare Nachstrom des Wassers an. Durch Zusatz von etwas Zinksulfat war dafür gesorgt, daß keine Fäulnis der Tücher eintrat.

Der Ofen, der beim Brennen zugleich ventilierte, war durch eine sorgfältige Verschraubung an die von außen zugeführte Gasleitung angeschlossen. Außerdem war die Gasleitung im Zimmer abgestellt und auf das vorsichtigste gedichtet. In der Tat trat denn auch bei der gegen Gas so empfindlichen Callisia repens[1]) keine Senkung der Blätter ein und daneben gedieh gut in dem durch das Fenster gelieferten Tageslicht Mimosa Speggazzinii.

Sollte ein ansehnlicher Temperaturwechsel erzielt werden, so wurde einerseits der Gasofen stark angeheizt, andererseits dieser gelöscht und die Türe geöffnet. Da diese auf einen ziemlich dunklen Gang führte und zudem mit einem schwarzen Vorhang verhängt war, so drang dabei kaum etwas Licht in das Zimmer. In der kalten Jahreszeit konnte auf diese Weise die Temperatur bis auf 14° C. herabgedrückt werden.

Die Lufttemperatur des Zimmers gibt natürlich nicht genau die Temperatur der beleuchteten Pflanze an. Denn wenn auch die in den Küvetten befindliche Wasserschicht die Hauptmasse der Wärmestrahlen absorbiert, so wird doch durch die Bestrahlung eine gewisse Erwärmung der Pflanze erzielt. Demgemäß muß das in den Küvetten befindliche Wasser etwas kühler sein als die Zimmerluft, wenn ein zwischen den Küvetten befindliches Thermometer mit blankem Quecksilbergefäß die Temperatur der

1) Vgl. Wächter, Ber. d. Botan. Gesellsch. 1905, S. 379.

Luft anzeigen soll. Nach dem Verdunkeln stellt sich aber ein solches Thermometer allmählich 0,8—1 °C unter die Lufttemperatur ein, wobei zu beachten ist, daß auch die Temperatur des in den Küvetten befindlichen Wassers zurückgeht, weil die erwärmende Wirkung der 4 Tantallampen wegfällt, die abkühlende Wirkung der Kühlschlangen *t* Fig. 7 (S. 288) aber fortdauert. Nach der Einstellung im Dunkeln besteht dann keine Differenz zwischen einem Thermometer mit blankem und einem solchen mit berußtem Quecksilbergefäß, während das letztere bei der Beleuchtung mit 4 Tantallampen um 1—1,2 ° C höher zu stehen kommt. Da aber die Pflanze die sichtbaren und dunklen Strahlungen nicht so weitgehend absorbiert, wie es eine Rußschicht tut, da ferner die etwas gesteigerte Transpiration abkühlend wirkt, so dürfte die Temperatur des Pflanzenkörpers wohl nicht viel über die Angabe des Thermometers mit blankem Quecksilbergefäß steigen.[1])

Immerhin wird der Pflanzenkörper mit dem Lichtwechsel eine gewisse Temperaturveränderung erfahren. Jedoch ist das ohne Belang für die Hauptfrage, ob für die Erzeugung der Schlafbewegungen ein Wechsel der Außenbedingungen nötig ist oder nicht. Denn bei Konstanz der Beleuchtung und des Laufes des Kühlwassers schwankt die Temperatur zwischen den Küvetten (am blanken und am berußten Thermometer) kaum mehr als an anderen Punkten im Zimmer. Daß aber faktisch schon allein der Lichtwechsel die Schlafbewegungen hervorzurufen vermag, wird sich aus den mitzuteilenden Erfahrungen ergeben.

Die Erwärmung des Wassers wurde durch eine Kühlschlange vermieden, die dicht unter der Oberfläche des in der Küvette befindlichen Wassers lag (*t* Fig. 7 S. 288). Diese Kühlschlange war aus einem 10 mm dicken, dünnwandigen, vernickelten Messingrohr hergestellt, das zweimal hin und her gebogen und dessen im Wasser liegender Teil 142 cm lang war. Vermittelst eines unterhalb *u* (Fig. 7) liegenden Schlauchansatzes wird das Rohr an die Wasserleitung angeschlossen. Wenn durch einen geeigneten Hahn dafür gesorgt wird, daß der Lauf des Kühlwassers konstant bleibt, so wird, auch bei Beleuchtung, eine Konstanz der Temperatur zwischen den Küvetten erzielt. Diese Kühlmethode ist dem direkten Durchleiten des Wassers durch die

1) Siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl., Bd. 2, S. 829.

Küvetten vorzuziehen, weil hierbei leicht Trübungen des Wassers eintreten, während dieses monatelang klar bleibt, wenn bei der Kühlung vermittelst der Schlange in die Küvette destilliertes Wasser eingefüllt und nachgefüllt wird. Daß auch die Entwicklung von Algen ganz unterbleibt, wird offenbar durch die Giftwirkung der geringen Metallmenge verursacht, die aus dem Metallrahmen und dem Bleiglätte-Glyzerinkitt in das Wasser übergeht.

Zu den Versuchen im Quecksilberlicht benutzte ich eine 48 cm lange Uviolampe von Schott in Jena. Diese *l* (Fig. 9)

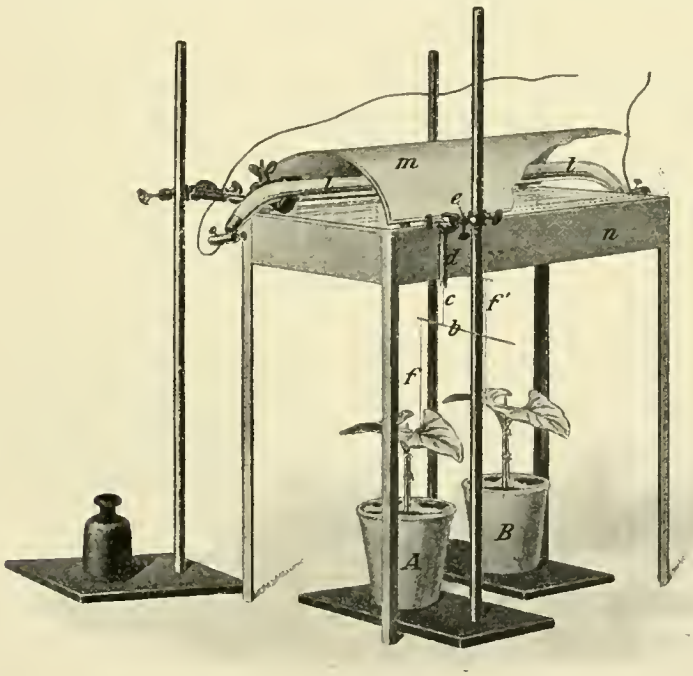


Fig. 9.

wurde in einer möglichst schwach geneigten Lage über einem aus gestrichenem Zinkblech hergestellten Wasserbassin *n* gehalten, das 37 cm lang, 21 cm breit und 6 cm hoch und dessen Boden mit einer Spiegelscheibe geschlossen war. Unter das Bassin, das auf 4 Füßen von 36 cm Höhe ruht, wurde, wie aus der Fig. 9 zu ersehen ist, die auf einem Stativ montierte Pflanze gebracht. Bei dieser Montierung wurde der Aufhängefaden *c* des Schreibhebels mittelst Kork in ein rechtwinklig gebogenes Messingrohr *d* eingesetzt, das in der Muffe *e* gehalten wurde. Obgleich diese Einrichtung ein nahes Heranschieben an das Bassin *n* ermöglichte, mußte doch der zur Befestigung des Verbindungsfadens *f*

dienende Arm des Schreibhebels *b* gewöhnlich etwas länger als 90 mm genommen werden. Daß der Verbindungsfaden *f* bei dieser Zusammenstellung nur 50—100 mm lang sein konnte, ist ein Übelstand, der in den Kauf genommen werden mußte.

Durch die Reflexwirkung des gewölbten Weißblechschirms *m* wird die Beleuchtung der Pflanze sehr verstärkt. Außerdem habe ich in der Regel das Fußgestell des Bassins mit weißen Kartonblättern (die an einem um den Rahmen *n* gespannten Draht aufgehängt wurden), so umkleidet, daß nur ein Spalt blieb, aus welchem der Schreibhebel *b* hervorragte. Damit wurde, neben der Verstärkung der Beleuchtung, erreicht, daß die Lichtintensität in geringerem Grade von oben nach unten abnahm.

Durch die in das Bassin gefüllte, 4 cm hohe Schicht einer Lösung von 1 Teil Pikrinsäure in 200000 Teilen Wasser wurden die in dem Quecksilberlicht so reichlich vorhandenen ultravioletten Strahlen so weit ausgelöscht, daß sie in dem zu der Pflanze gelangenden Licht wohl nicht reichlicher vertreten waren als im Tageslicht.[1]) Da sich die Lösung gut hält und nötigenfalls durch Zugabe von etwas Pikrinsäure wieder leicht auf den gewünschten Ton gebracht werden kann, so ist dieses Medium der Anwendung einer Lösung von Chininsulfat vorzuziehen, die sich im Quecksilberlicht schnell bräunt. Daß bei unserer Methode die Pflanze von einem gelblich gefärbten Licht bestrahlt wird, ist ja ohne Belang.

Die Beleuchtung der Pflanze fiel auf diese Weise, nach der Blasenausscheidung von Elodea canadensis beurteilt, ungefähr gleich stark aus wie bei der Beleuchtung mit 4 Tantallampen (S. 290). Jedoch waren in dem Quecksilberlicht, nach der Wirkung auf Wynnes Expositionsmesser, die chemisch wirksamen Strahlen nur ein wenig schwächer vertreten, als im Tageslicht.[2]) Bei der geringeren Entwicklung von Wärmestrahlen im Queck-

1) Näheres bei H. Kayser, Handbuch der Spektroskopie 1905, Bd. 3, S. 550. Daß auf diese Weise die ultravioletten Strahlen sehr weitgehend ausgelöscht werden, ergibt sich daraus, daß die Fluoreszenz einer Chininsulfatlösung fast ganz schwindet, wenn man ein mit dieser Lösung gefülltes Reagensrohr so in die in einem Becherglas befindliche Pikrinsäurelösung taucht, daß diese nur eine mäßig dicke Schicht um das Reagensrohr bildet.

2) Über die Energieverteilung im Spektrum des Quecksilberlichts vgl. A. Pflüger Physikal. Zeitschrift 1904, Bd. 5, S. 414; E. Ladenburg ebenda 1904, Bd. 5, S. 525.

silberlicht genügte eine schwache Kühlung des Wassers im Bassin (die durch eine einfache in der Flüssigkeit liegende Kühlschlange bewirkt wurde), um zu erzielen, daß sich auch das berußte Thermometer kaum über die Lufttemperatur erhob. Von Nachteil ist es aber, daß das Spektrum der Quecksilberlampe im hohen Grade diskontinuierlich ist, und vielleicht hängt es teilweise damit zusammen, daß die Pflanzen, wenigstens in meinen Versuchen, im Quecksilberlicht zwar gut, aber doch weniger gut aushielten, als im Tantallicht. Ich benutzte dieses Licht deshalb nur in

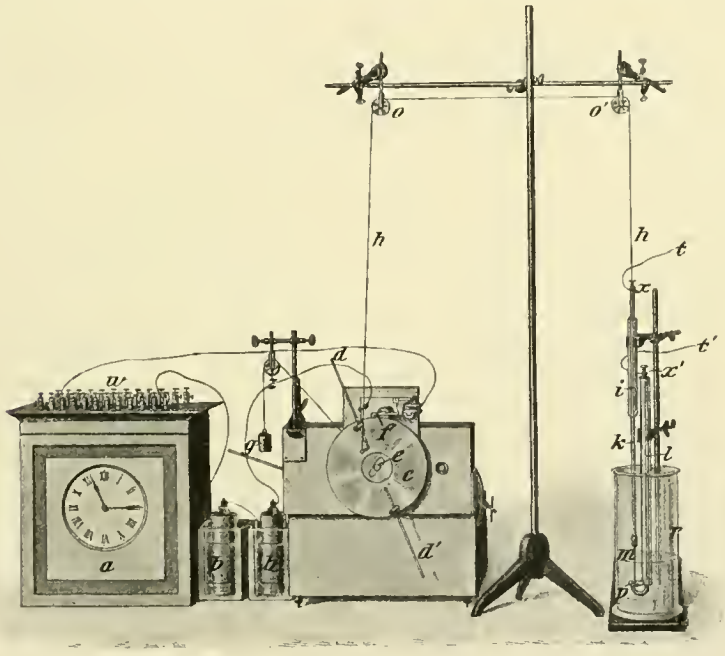


Fig. 10.

einer kleinen Zahl von Versuchen, obgleich es sehr ökonomisch ist und, bei Verwendung von 2 Lampen, auch eine ähnliche Beleuchtungseinrichtung angewandt werden könnte wie beim Tantallicht (S. 288). Allerdings gestattet die Quecksilberlampe nur einen plötzlichen Übergang von Licht zu Dunkelheit und umgekehrt. Auch sind die automatischen Anzündvorrichtungen, so weit ich sie kenne, noch mangelhaft und unsicher. Ich begnügte mich deshalb damit, das Auslöschen durch automatische Unterbrechung des Stromes, das Anzünden aber mit der Hand auszuführen.

Zum automatischen Wechseln der Beleuchtung, das wir nur in bezug auf die Tantallampen betrachten, diente die in Fig. 10

skizzierte Einrichtung, die es ermöglichte, zu gewünschter Zeit einen schnellen oder einen allmählichen Übergang von hell zu dunkel und umgekehrt auszuführen.

Diese Einrichtung besteht im wesentlichen aus der Uhr *a*, die vorübergehend eine Kette (benutzt wurden 3 Leclanché-Elemente *b* Fig. 10) schließt, hierdurch den Sperrhaken *f* hebt und so eine halbe Umdrehung der einer Triebachse des Klinostaten aufgesetzten Scheibe *c* veranlaßt. Infolgedessen wird der über die Rollen *o* und *o'* geführte Faden *h*, und durch diesen das in dem Glasrohr *i* geführte Glasrohr *k* mit dem an ihm befindlichen Platinstift *m* gehoben bzw. gesenkt. Durch die Entfernung dieses Platinstiftes *m* von dem feststehenden Platinteller *p* wird die Unterbrechung, durch die Wiederherstellung dieses Platinkontaktes der Schluß der Lichtleitung *t* und *t'* bewirkt. Da sich in dem Glaszylinder *r* eine (gewöhnlich zweiprozentige) Lösung von Natriumsulfat befindet, so nimmt, bei langsamer Hebung des Platinstabes *m*, mit der Verlängerung der trennenden Flüssigkeitssäule der Leitungswiderstand zu und somit die Beleuchtung allmählich ab, um mit dem Herausheben des Platinstabes aus der Lösung zu erlöschen. Umgekehrt tritt beim Herablassen des Platinstabes ein Übergang von Dunkelheit durch Dämmerung bis zu voller Beleuchtung ein. Erwähnt sei noch, daß der Platinstab *m* und Platinteller *p* in die Glasröhren *k* und *l* eingeschmolzen sind, in die dann etwas Quecksilber eingegossen wird. In dieses taucht ein Kupferdraht, der die Verbindung mit den Polschrauben *x* und *x'* herstellt, in welche die Drähte der Lichtleitung *t* und *t'* eingesetzt sind.

Die Auslösung wird durch die Uhr *a* vermittelt, die nach dem früher von mir angegebenen Prinzip konstruiert ist, und es gestattet, den Schluß der Kette in 1, 2, 3 ... bis 12stündigen Intervallen herbeizuführen.[1]) Natürlich kann man auch längere Intervalle und die verschiedensten Kombinationen erzielen, indem man zur richtigen Zeit die Verbindungsdrähte entfernt bzw. in die entsprechenden Polschrauben *w* einsetzt.

Die auf eine der Klinostatenachsen befestigte, vertikal ge-

1) Pfeffer, Botan. Zeitung 1887, S. 29. Die Uhr gestattet auch $^1/_4$ und $^1/_2$-stündige Auslösungen auszuführen. Über eine mittelst des Klinostaten ausführbare Auslösung in kürzeren Zeitintervallen vgl. Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Botanik 1900, Bd. 35. S. 738.

richtete Scheibe *c* besitzt an zwei opponierten Punkten der Kante je eine Nute, in welche der Sperrhaken *f*, sofern er nicht elektromagnetisch gehoben ist, durch sein Eigengewicht einfällt und hierdurch die Bewegung der Scheibe sistiert. Auf der Scheibe sind zwei Säulen fixiert, die zur Aufnahme der Stäbe *d* und *d'* dienen. Einer davon (*d*) trägt an einem Ende ein Säulchen mit einer um die Achse dieses sich drehenden Öse, in die der Faden *h* befestigt wird. Durch die Veränderung des Abstands dieser Öse von dem Mittelpunkt der Scheibe läßt sich bewirken, daß mit derselben Umdrehungsgröße der Scheibe *c* eine verschiedene Hubhöhe des Platinstifts *m* erzielt wird. Da das montierte Glasrohr *k* ungefähr 35 gr wiegt, so hat der Klinostat bei dessen Hebung nur wenig Arbeit zu leisten, die sich zudem sehr reduzieren läßt, indem man den beweglichen Stab *d'* (nötigenfalls mit Hilfe eines Laufgewichts) entsprechend ausbalanziert.

Indem man die Scheibe *c* auf die verschiedenen Achsen des von mir konstruierten Klinostaten bringt, kann man derselben, sofern am Klinostaten 3 Triebzapfen vorhanden sind[1]), eine Umdrehungszeit von 2 Min. bis 8 Stunden geben. Der mit seinem Zubehör auf eine Platte montierte Sperrhaken *f* kann für jede der drei Lagen der Scheibe in der funktionstüchtigen Position befestigt werden.

Befindet sich die Scheibe *c* auf dem sich am schnellsten drehenden Triebzapfen des Klinostaten, so ist das Anlaufen dieses gesichert, sofern die regulierenden Windflügel genau äquilibriert sind. Zur Sicherheit verstärke ich jedoch in diesem Falle die antreibende Energie durch ein Zugewicht *g* von $^1/_2$ Kilo, das an einem Faden wirkt, der über die Rolle *z* geführt und um die Achse der Scheibe *c* aufgewickelt ist. Die Umdrehungsgeschwindigkeit muß natürlich so reguliert sein, daß die Kontaktzeit der Uhr vorbei ist, bevor die Nute den Sperrhaken erreicht. Da aber bei Anwendung der langsamer drehenden Triebzapfen der gegen den Sperrhaken *f* ausgeübte Druck zu ansehnlich ausfällt, so wird die Scheibe *c* nur mit einer gewissen Friktion auf ihrer Achse festgehalten, so daß sie zum Stillstand kommt, während der Klinostat weiterläuft, wenn der Druck gegen den Sperrhaken eine gewisse Höhe erreicht hat. Diese Friktion wird durch das Anziehen der

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., 2. Bd. S. 571.

Feder *e* reguliert, und war bei meinen Versuchen so eingestellt, daß der Druck gegen den Sperrhaken ungefähr bis zu 200 gr. anstieg.

Nach erfolgter Hebung des Sperrhakens *f* dauert es natürlich eine gewisse Zeit bis infolge der Senkung des Fadens *h* der Platinstift *m* die Natriumsulfatlösung berührt und die Erhellung beginnt, oder bis der Faden *h* soweit gespannt ist, daß der Platinstift *m* vom Platinteller *p* abgehoben und damit die Lichtabnahme eingeleitet wird. Da diese Intervalle aber konstant sind und gleich gemacht werden können, so läßt sich durch entsprechendes Vorstellen der Auslösungsuhr erreichen, daß der Beginn des Lichtwechsels auf die vollen Stunden der wirklichen Uhrzeit fällt.

Eine völlig gleichmäßige Lichtabnahme wird freilich schon deshalb nicht erzielt, weil beim Abheben des Platinstabes *m* von dem Platindeckel *p* eine gewisse sprungweise Lichtabnahme eintritt, die dann allmählich und befriedigend fortschreitet, wenn man eine zweiprozentige Natriumsulfatlösung und eine Flüssigkeitssäule von mindestens 20 cm Höhe anwendet. Jedoch ist der fragliche Sprung ohne Bedeutung, da auch unter natürlichen Verhältnissen Lichtzunahme und Lichtabnahme unter Umständen sogar sehr ungleichmäßig ablaufen, und da zudem eine gewisse Lichtabnahme von der in vollem Lichtgenuß befindlichen Pflanze verhältnismäßig schwach empfunden wird. Es lag also kein Grund vor, eine gleichmäßigere Lichtabnahme auf andere Weise, etwa durch die automatische Bewegung eines Kurbelrheostaten, zu erzielen und ich gab der beschriebenen, einfachen Methode schon deshalb den Vorzug, weil dabei, auch beim langsamsten Bewegen der Kontakte, keine Funkenstrecke entsteht. Ebenso benutzte ich diese Methode auch zum schnellen Lichtwechsel, der sich gewöhnlich in 1—2 Minuten vollzog. In diesem Falle trat so gut wie keine Gasentwicklung ein, während ca. 600—900 ccm Knallgas gebildet wurden, wenn man den Lichtübergang auf etwa 1½ Stunden ausdehnte. Dabei wurde durch Einstellen des Glaszylinders *r* in eine größere Wassermenge eine ansehnlichere Erwärmung der Flüssigkeit vermieden. Die Verbreitung einer solchen Knallgasmenge in dem Versuchszimmer hat, wie auch das Verhalten der so empfindlichen Callisia repens zeigt (vgl. S. 291), keine Bedeutung. Übrigens würde man ja den ganzen Auslösungsapparat außerhalb des Versuchszimmers aufstellen können.

Durch eine partielle Hebung des Platinstiftes *m* kann man auch bewirken, daß die Beleuchtung nur bis zu einem gewissen, konstant bleibenden Grade abnimmt. Doch habe ich zur Erreichung dieses Zieles vorgezogen, diese Strombahn in der üblichen Weise ganz auszuschalten und den Lampen die gewünschte Strommenge durch einen Nebenschluß zuzuführen, in dem sich ein Rheostat befand, der zuvor in entsprechender Weise eingestellt worden war.

Da ich mit der Tantallampe gute Resultate erhielt, so habe ich mich wesentlich an diese gehalten, weil mit derselben, ebenso wie mit andersartigen elektrischen Glühlampen, die automatische Regulierung der Beleuchtung, sowie auch plötzlicher und langsamer Lichtwechsel leicht ausführbar sind. Die verhältnismäßig geringe Produktion von kurzwelligen Strahlen kommt allen derzeit vorliegenden Arten von elektrischen Glühlampen zu; doch scheinen dieselben in der Tantallampe etwas reichlicher vertreten zu sein, als in der Kohlenfadenlampe[1]). Da diese zudem für die gleiche Lichtproduktion wesentlich mehr Strom verbraucht, als die Tantallampe, so benutzte ich letztere, deren Ökonomie indes von der inzwischen in den Handel gekommenen Osramlampe übertroffen wird. Bei allen diesen und anderen elektrischen Lampen verursachen die Stromschwankungen, die ja in keiner elektrischen Zuleitung ganz fehlen, gewisse Helligkeitsschwankungen, die indes, wie wir sehen werden, für die Entscheidung unserer Fragen ohne Belang sind.

Die Nernstlampe habe ich nach einigen Versuchen schon deshalb fallen gelassen, weil bei unserer Versuchsanstellung viel leichter einmal ein Versagen eintritt. Von dem Gasglühlicht

1) Nach Versuchen mit Wynnes Expositionsmesser; vgl. diese Arbeit S. 290. — Genauere vergleichende Messungen über die Energieverteilung im Spektrum der Tantallampe sind mir nicht bekannt, doch dürfte die Energieverteilung wohl eine ähnliche sein wie bei der Osmiumlampe. Über die Verteilung der Lichtstärke im Spektrum des Lichtes der Kohlenfadenlampe, der Osmiumlampe, der Nernstlampe, der Petroleumlampe und des Gasglühlichtes siehe Vöge, Beibl. z. d. Annal. d. Phys. 1904, S. 1137; Dyke, ebenda 1906, S. 222; Kayser, Handbuch der Spektroskopie 1902, Bd. 2, S. 125. — Über die Tantallampe vgl. Budde, Archiv d. Mathem. u. Phys. 1906, Bd. 10, S. 9; Whiting, Beibl. z. d. Annal. d. Physik 1906, S. 223; Bell und Puffer, ebenda, S. 223.

nahm ich indes nur deshalb Abstand, weil die automatische Regulierung der Beleuchtung nicht so einfach und sicher ausführbar ist, wie bei dem elektrischen Glühlicht. Denn außerdem würde diese Lichtquelle den Vorzug verdient haben, weil sie einmal viel billiger ist und ferner verhältnismäßig mehr chemisch wirksame und weniger Wärmestrahlen entwickelt, als das elektrische Glühlicht[1]). Die vollständige Ableitung der Verbrennungsprodukte in einen Schornstein würde ja leicht ausführbar gewesen sein. Auf die ausgedehnte Benutzung des Quecksilberlichts verzichtete ich aber aus den bereits (S. 295) angedeuteten Gründen, obgleich sich dasselbe, insofern die Wärmestrahlung zurücktritt, der Lumineszenz nähert und als die am meisten ökonomische Lichtquelle erscheint.

Unter den derzeit zur Verfügung stehenden Lichtquellen kommt aber dem Tageslicht in der Zusammensetzung am nächsten das elektrische Bogenlicht.[2]) Es steht das, sowie der ökonomische Stromverbrauch, im Zusammenhang damit, daß die Aussendung der Lichtstrahlen, und besonders der kurzwelligen, mit der Temperatur viel schneller zunimmt als der Stromverbrauch, daß aber die Temperatur des Lichtbogens in der elektrischen Bogenlampe ca. 4000° C, in dem Faden der Glühlampe ca. 2000° C beträgt, während die Temperatur der Sonne auf 6000° C geschätzt wird.[3]) Auf die Anwendung des Bogenlichts mußte ich aber schon deshalb verzichten, weil alle mir bekannt gewordenen Arten von kleinen Bogenlampen ziemlich ansehnliche Lichtschwankungen zeigen, und weil deren Brenndauer praktisch weniger als 24 Stunden beträgt. Allerdings gibt es jetzt größere Bogenlampen mit längerer Brenndauer, deren Verwendung aber bei dem ansehnlichen Stromverbrauch zu kostspielig geworden wäre.

Der Umstand, daß sich bei den jetzigen Preisen der jährliche Stromverbrauch mindestens auf 3000 M. stellen würde, hat mich verhindert, ein kleines Lichtzimmer mit weißen, reflektierenden Wänden einzurichten, in dem, etwa durch einige Bogenlampen, deren Lichtstrahlen eine Wasserschicht zu passieren haben, eine

1) Vöge, l. c. Ferner Rubens, Annal. d. Physik 1906, Bd. 18, S. 725; Lummer und Pringsheim, Physikal. Zeitschrift 1906, Bd. 7, S. 89, 189.

2) Gaud, Compt. rend. 1899, Bd. 129, S. 759; Precht und Stenger, Beibl. zu den Annal. d. Physik 1905, S. 872.

3) Lummer, Die Ziele d. Leuchttechnik 1903, S. 110.

ausreichende kontinuierliche Beleuchtung unterhalten wird. Denn ein solches Lichtzimmer, das fernerhin sicherlich einmal zu dem Bestande eines pflanzenphysiologischen Instituts gehören wird, würde die Möglichkeit gewähren, unabhängig von der Jahreszeit, gleichzeitig eine große Zahl der verschiedenartigsten Versuche anzustellen, und dabei auch zulassen, auf automatischem Wege einzelne Objekte durch dunkle Hüllen oder auf andere Weise der Beleuchtung zu entziehen.

Ob und inwieweit andere Lichtquellen in Wirklichkeit für die Pflanzen günstiger sind als das Tantallicht, muß ich dahingestellt sein lassen. Ohnehin gedeihen nach Bonnier[1]) auch im Bogenlicht nicht alle Pflanzen gut, und ebenso scheint sich auch für das Tantallicht ein spezifisch verschiedenes Verhalten herauszustellen. Denn während sich bei meinen Versuchen Phaseolus vulgaris im Tantallicht anscheinend fast ebensogut entwickelte wie im Tageslicht, und während auch Albizzia lophantha, wenigstens bei schwacher Beleuchtung, sich sehr gut hielt, machte sich bei Mimosa Speggazzinii, Impatiens parviflora, Siegesbeckia orientalis mit der Zeit eine gewisse Benachteiligung bemerklich. Da aber auch diese Pflanzen in dem Versuchsraume im Tageslicht (hinter dem Fenster) gut gediehen, da ferner, nach den später (§ 16) mitzuteilenden Versuchen mit Mimosa Speggazzinii, das Zurücktretenden der kurzwelligen Strahlen allein nicht verantwortlich gemacht werden kann, so muß unentschieden bleiben, welche Ursachen oder welche Kombination von Faktoren die allmähliche Benachteiligung im Tantallicht veranlaßte. Übrigens scheinen die genannten Pflanzen sich im Tantallicht bei tagesperiodischem Lichtwechsel besser zu halten, als bei kontinuierlicher Beleuchtung. Eine ähnliche Beziehung scheint auch, wenigstens für einige Pflanzen, aus den Versuchen Bonniers im Bogenlicht hervorzugehen.

Die Fortschritte der Beleuchtungstechnik ermöglichten es, eine bessere Beleuchtung anzuwenden als es vor Zeiten möglich war. Das gilt auch für meine früheren Versuche[2]), bei welchen

1) Bonnier, Revue général d. Botan. 1895, Bd. 7, S. 241. Vgl. auch die andere bei Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl. Bd. 1, S. 336 zitierte Literatur.

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 32. Eine ähnliche Beleuchtung, jedoch ohne Anwendung von Hohlspiegeln, benutzte Oltmanns, Botan. Zeitung 1895, S. 43.

ich mit zwei Argandbrennern, unter Zuhilfenahme von reflektierenden Hohlspiegeln, eine zwar helle, aber doch minder intensive und minder günstige Beleuchtung erhielt, als in der beschriebenen Weise mit 4 Tantallampen. Da ich zudem in den älteren Versuchen eine Kühlung des in den Küvetten enthaltenen Wassers nicht ausführen konnte, so erhob sich das zwischen den Küvetten befindliche Thermometer (mit blankem Quecksilbergefäß) wohl 5^0 C über die Zimmertemperatur, während es von dieser in den neuen Versuchen kaum abwich (S. 291).

In den Hauptversuchen Semons[1]) kam nur die schwache Beleuchtung durch eine 10kerzige Kohlenfadenlampe in Anwendung, die aber offenbar eine erhebliche Temperaturerhöhung bewirkte, weil die Pflanzen in einem geschlossenen Thermostaten, ohne Zwischenschaltung einer Wasserschicht, aufgestellt wurden (vgl. diese Abhandlung § 6).

Bert[2]) stellte einfach um Mimosa pudica 3 Lampen auf, über die nur gesagt wird, daß die eine eine Carcellampe war. Von den älteren Versuchen sei nur hingewiesen auf Meyen[3]), der mit einer Argandlampe beleuchtete und auf A. P. de Candolle[4]), der 6 Argandlampen in einem Kellerraum so verteilte, daß sie in einiger Entfernung von den Pflanzen zu stehen kamen. Die Angabe, daß die Helligkeit $^5/_6$ des Tageslichts betrug, bezieht sich auf die vereinigt gedachte Lichtsumme der 6 Lampen, sagt somit nichts aus über die Lichtintensität, in welcher sich die Pflanzen befanden. Diese dürfte aber, wenigstens zum Teil, nicht ansehnlich gewesen sein, da bei der Verlegung der Beleuchtungszeit auf die Nacht die Umkehrung der tagesperiodischen Bewegungen nur bei einzelnen Pflanzen gelang.

1) Semon, Biologisch. Centralblatt 1905, Bd. 25, S. 243.

2) P. Bert, Recherch. s. l. mouvements d. l. sensitive, 2e mémoire 1870, S. 52 (Separatabd. aus Mémoir. d. l'Academ. d. scienc. physique et naturell. d. Bordeaux, Bd. 8).

3) Meyen, Pflanzenphysiologie 1839, Bd. 3, S. 480.

4) A. P. de Candolle, Mémoires presentés à l'institut par divers savans 1905, Bd. I., S. 331. Nach der Röperschen Übersetzung von de Candolles Pflanzenphysiologie 1835, Bd. 2, S. 639 sind die „lampes à la quinquet" Argandlampen. — Die Literatur über ältere, unvollkommene Versuche in künstlicher Beleuchtung findet sich bei Pfeffer, 1875, l. c., S. 31. Auf einige andere neue, ganz beiläufige Versuche über den Einfluß künstlicher Beleuchtung auf Schlafbewegungen gehe ich nicht ein.

Die Versuche am Tageslicht wurden fast alle in der wärmeren Jahreszeit ausgeführt, und zwar in der Mehrzahl in einem an der Nordseite des botanischen Instituts angebauten, teilweise in der Erde steckenden Gewächshäuschen.[1]) In einer Anzahl anderer Versuche waren aber die Pflanzen im Zimmer hinter einem Nord- oder Ostfenster so aufgestellt, daß das zu beobachtende Blatt dem Fenster zugewandt oder abgewandt war. Die heliotropische Wirkung der einseitigen Seitenbeleuchtung spielte aber keine Rolle in dem Gewächshäuschen, in dem in der Hauptsache Oberlicht wirksam war. Gegen die direkte Wirkung der Sonnenstrahlen, die nur in einigen Monaten, und dann nur früh am Morgen und gegen Abend, Zutritt zu dem Gewächshäuschen fanden, waren die Versuchsobjekte durch die Art der Aufstellung oder durch einen Schattenrahmen geschützt. Dabei waren die Pflanzen im Nordhäuschen auf einem zitterfreien Steintisch, bei den Versuchen im Zimmer auf einem ziemlich zitterfreien Konsoltischchen aufgestellt.

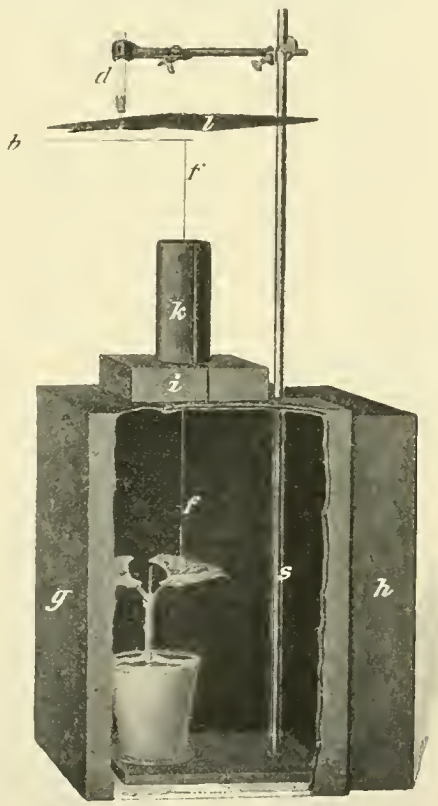


Fig. 11.

Um die Pflanze in diesen nicht verdunkelbaren Räumen dem Lichte zu entziehen, wurde folgende Einrichtung angewandt. Ein aus zwei übereinandergreifenden Teilen g und h (Fig. 11) bestehender schwarzer Kasten (ohne Bodenplatte) von 36 cm Höhe wurde so über die auf einem Stativ montierte Pflanze geschoben, daß nur ein kleines Loch für den zum Schreibhebel führenden Faden f blieb. Erreicht wurde dies durch entsprechende Ausschnitte in dem oberen Boden der Kastenstücke, von denen das eine h bis an die Stativsäule s, das andere g bis nahe an den

1) Durch entsprechende Vorsichtsmaßregeln war dafür gesorgt, daß die aus dem zuführenden Hausgang kommende Luft ganz frei von Leuchtgas war.

Verbindungsfaden *f* geschoben wurde. Der noch bleibende Spalt wurde durch den zweiteiligen, geschwärzten Holzklotz *i* geschlossen, bis auf den etwa 17 mm weiten Führungskanal, der auch in dem zweiteiligen Aufsatz *k* ausgespart war. Durch Aufstellung des schwarzen Schirms *l*, sowie durch Umhüllung der Aufsatzlinie und der Fugen des Kastens mit schwarzem Tuch wurde die Lichtzufuhr so weit abgeschnitten, daß die Dunkelstarre ebenso schnell eintrat wie bei absoluter Lichtentziehung.

Sollte die ganze Pflanze dem Licht entzogen und zugleich bei konstanter Temperatur gehalten werden, so kam sie in einen völlig verdunkelten Raum im Kellergeschoß, dessen eine Wand an das Wärmezimmer des botanischen Institutes[1]) stößt und in dem deshalb auch in der minder warmen Jahreszeit eine zureichende und kaum schwankende Temperatur herrschte. War diese nicht ausreichend, so wurde durch Heizung mit einem lichtdichten Ventilationsgasofen (S. 290) nachgeholfen.

Die Übertragung des Registrierapparates sowie des Stativs, auf dem die Pflanze montiert ist, läßt sich leicht und in kurzer Zeit ausführen. Wenn dabei stets eine ebene Platte als Unterlage dient, so kommt die Schreibspitze wieder in derselben Höhenlage an die Trommel zu liegen, sofern die Blätter in der Nachtstellung angepreßt sind und somit, ebenso wie der Schreibhebel, eine fixe Lage bewahren. Sollte indes eine kleine Verschiebung der Schreibspitze eintreten, so kann man diese mit Hilfe der Stellschrauben am Stativ des Registrierapparates ausgleichen. Jedoch ist eine solche Einstellung nicht nötig, da man späterhin das fixierte Kurvenblatt an der entsprechenden Stelle durchschneiden und dann so zusammenschieben kann, daß die der Nachstellung entsprechenden horizontalen Kurvenstücke vor und nach der Umstellung in eine gerade Linie rücken. Bei dieser Zusammenschiebung der Teilstücke des Kurvenblattes stellt man zugleich den richtigen Abstand der eingetragenen Zeitkurven her, falls dieser Abstand, infolge der nicht ganz genauen Anlegung der Schreibspitze, etwas zu groß oder zu klein ausgefallen sein sollte.

1) S. Pfeffer, Berichte d. Botan. Gesellsch. 1895, S. 49.

Ebenso verfuhr ich, wenn ich z. B. die Nachschwingungen bei dem Übertragen aus dem Tageswechsel in kontinuierliche, künstliche Beleuchtung verfolgen wollte. Denn auch in diesem Falle brachte ich die in voller Nachtstellung befindliche Pflanze in den dunkel gehaltenen Raum und ließ die künstliche Beleuchtung erst zur Zeit des Sonnenaufgangs beginnen. Auf diese Weise wurde also der Reizeffekt vermieden, der bei der direkten Übertragung der Pflanze aus dem Tageslicht in das künstliche Licht eingetreten sein würde.

Kapitel III.

Die Versuchsresultate.

§ 5. Zur Orientierung.

Bevor wir zu den allgemeinen Erörterungen (Kap. IV) übergehen, sollen zunächst die Resultate besprochen werden, die bei den Versuchen mit den einzelnen Pflanzenarten erhalten wurden. Zur vorläufigen Orientierung sei aber, im Anschluß an die Einleitung (Kap. I) bemerkt, daß die Tagesbewegungen, bei Konstanz der Beleuchtung und der übrigen Außenbedingungen, bei allen Versuchsobjekten nach einiger Zeit, also nach mehr oder minder auffälligen Nachschwingungen ausklingen. Die Blätter sind dann entweder bewegungslos (Albizzia, Mimosa) oder führen nur noch die autonomen Bewegungen aus, die in einem viel kürzeren Rhythmus stattfinden (Phaseolus etc.) Da aber die Tagesbewegungen jederzeit durch einen entsprechenden, rhythmischen Beleuchtungswechsel (bzw. Temperaturwechsel) wieder hervorgerufen werden können, so ist damit erwiesen, daß sie durch paratonische (aitionastische) Reaktionen zustande kommen.

Nachdem die Tagesperiode durch kontinuierliche Beleuchtung eliminiert ist, bewirkt bei allen Versuchsobjekten schon ein einmaliger Lichtwechsel eine sehr ansehnliche Bewegungsreaktion, die bei manchen Pflanzen sehr bald, bei anderen erst viele Stunden nach dem Lichtwechsel bemerklich wird. Letzteres ist der Fall bei den Blättern von Phaseolus und Siegesbeckia, sowie bei den Blattstielen von Mimosa, Lourea, bei denen also die abendliche Bewegung (Nachtstellung) durch die Erhellung am Morgen verursacht wird. Dagegen gehören die Blättchen von Albizzia und Mimosa zu den schnell reagierenden Objekten, bei denen die Nachtstellung durch die Verdunkelung am Abend bewirkt wird. Zu diesem hauptsächlichen Verhalten können dann noch spezifische Eigenheiten kommen, zu denen es auch zählt, daß gewisse Blätter auf Erhellen und Verdunkeln, andere wesentlich nur auf Erhellen reagieren.

§ 6. Versuche mit den Fiederblättchen von Albizzia lophantha Benth.

Wir wenden uns zunächst zu den Fiederblättchen von Albizzia lophantha, die bereits von verschiedenen Forschern, auch von mir, zum Studium der Schlafbewegungen benutzt wurden und mit denen Semon[1]) seine Versuche anstellte.

Die Blättchen dieser Pflanze sind bekanntlich, ähnlich wie die von Mimosa pudica, in der Tagstellung plan ausgebreitet und bewegen sich am Abend derart, daß sie in der Nachtstellung mit ihren Oberseiten aneinandergepreßt und dadurch an der Fortsetzung der angestrebten Weiterbewegung gehindert werden.[2]) Dabei führen sie eine solche Wendung aus, daß sie, die am Tage annähernd senkrecht gegen die Blattspindel gerichtet sind, mit dieser in der Nachtstellung einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel bilden. Wie der Verlauf dieser Bewegung dadurch bedingt ist, daß die Gelenke ähnlich wirken wie ein an der Spindel in schräger Lage befestigtes Scharnier, mag bei Schwendener[3]) nachgesehen werden, der dieses Verhalten für die Blättchen von Mimosa pudica erörtert hat.

Die Bewegung der Glimmerblättchen, die in der früher (S. 268) beschriebenen Weise angebracht und angepreßt gehalten werden, kennzeichnet also nicht die komplizierte Raumkurve, die ein jedes Blättchen beschreibt und gibt ferner nicht exakt die gegenseitige Annäherung (Winkelbewegung) der Blättchen eines Fiederstrahls an, da sich während der Bewegung die Richtung der gemeinsamen Medianebene eines Blättchenpaares gegen die Blattspindel und somit auch gegen die Glimmerblättchen verändert. Jedoch hat eine jede Schließungsbewegung der Blättchen eine gleichsinnige Bewegung der Glimmerblättchen, eine jede Öffnungsbewegung der Blättchen eine gewisse Öffnungsbewegung der Glimmerblättchen zur Folge. Somit wird durch die Glimmerblättchen jederzeit angezeigt, ob sich die Blätter überhaupt bewegen und in welchem Sinne sie bewegungstätig sind. Für

1) Semon (Biolog. Centralblatt 1905, Bd. 25, S. 243) führte seine Hauptversuche mit Albizzia lophantha aus und benutzte nur in einigen Vorversuchen neben dieser noch die Blättchen von Mimosa pudica.

2) Siehe Fig. 3, S. 268. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 48 und ebenda Fig. 4.

3) Schwendener, Gesammelte Abhandlungen 1898, Bd. II, S. 214, 242.

unsere Zwecke genügt das aber vollständig, da es nur darauf ankommt, den allgemeinen Gang der Schlafbewegungen zu verfolgen. Ohnehin ist aus der vom Schreibhebel gezeichneten Kurve nicht direkt die Winkelbewegung der Glimmerblättchen zu ersehen. Doch würde auch eine Kurve, die ein Fiederblättchen schreibt, wenn es direkt mit dem Schreibhebel verbunden ist, nicht die reale Winkelbewegung des Blättchens wiedergeben.

Bei solcher Sachlage hätte es keinen Zweck, den Zusammenhang zwischen dem Verlauf der geschriebenen Kurve und der realen Bewegung der Blättchen empirisch zu ermitteln, oder näher die Faktoren zu diskutieren, die bei der Beurteilung dieses Zusammenhangs in Frage kommen. Dabei ist zu beachten, daß der zum Befestigen dienende Draht *d* in Fig. 3 *A* und *B* (S. 268) und damit der Drehpunkt der Glimmerblättchen etwas unterhalb der Blattspindel *s* liegt, und daß demgemäß die in Tagstellung befindlichen Blättchen *b* (Fig. 3 *B*) nur mit ihrem Spitzenteil den Glimmerblättchen *g* und *g'* angepreßt sind. Infolge der Wendung kommen dann während der Schlafbewegung zunächst eine Seitenkante der Blättchen und nach Erreichung der Nachtstellung wieder die Unterseite derselben gegen die Glimmerblättchen zu liegen. Während aber die Blättchen sich in der Nachtstellung parallel aneinander legen, bewegen sich die Glimmerblättchen zumeist nur so weit, daß sie miteinander einen Winkel von 20—30 Grad bilden. Eine so weit gehende Annäherung ist ohnehin nur dadurch ermöglicht, daß die Anheftungspunkte der Glimmerblättchen *g* an den Faden *f* Scharniere vorstellen, die in einigem Abstand von dem Befestigungsdraht *d* gelegen sind (Fig. 3 *B* und *C*).

Einen gewissen, aber nicht wesentlichen Einfluß hat es auch, daß mit der steileren Aufrichtung der Glimmerblättchen die aus der Zugspannung des Fadens *f* resultierende Komponente abnimmt, welche die Anpressung der Glimmerblättchen gegen die Fiederblättchen bewirkt. Da andererseits die benutzte Zugspannung nicht mehr ausreichen würde, die Glimmerblättchen zu heben, wenn diese zu weit über die Horizontale hinaus bewegt und abwärts gerichtet werden, so wurde unterhalb des Blattes ein Draht so aufgestellt, daß sich die Glimmerblättchen, somit auch die Fiederblättchen höchstens auf 220—240 Grad öffnen konnten (vgl. S. 269). Bei einer solchen Lage sucht aber eine der aus der Zugspannung sich ergebenden Komponenten die Glimmerblättchen

gegen den Anheftungsdraht *d* (Fig. 3 *B* und *C*) zu treiben und da die Fadenschlinge *f* beweglich ist, kommt es zuweilen zu einer entsprechenden Bewegung, die in der Kurve bemerklich wird, indes nicht besonders stört. In den meisten Fällen unterblieb eine solche Verschiebung offenbar deshalb, weil ihre Realisierung durch die Adhäsion (Reibung) zwischen den Fiederblättchen und den Glimmerblättchen verhindert wurde. Es war deshalb kein Grund vorhanden, feststehende Metallscharniere anzuwenden, denen man kaum eine solche Beweglichkeit und Anpassungsfähigkeit hätte geben können wie den einfachen Fadenscharnieren.

Wir haben zunächst vorausgesetzt, daß sich alle Fiederblättchen gleichartig bewegen und somit sämtliche den Glimmerblättchen angepreßt sind. Das trifft tatsächlich zu für gesunde, bewegungstätige Blätter. Aber auch nach dem Ausklingen der Bewegungstätigkeit pflegen bei konstanter Beleuchtung alle Blättchen dem Glimmer anzuliegen. Bei den längere Zeit im Dunkeln gehaltenen, ebenso bei kränkelnden Pflanzen zeigen dagegen die Blättchen gewöhnlich eine mehr oder weniger verschiedenartige Lage, und so kann es kommen, daß dem Glimmer nur ein Blättchenpaar angepreßt ist. Immerhin würde auch dann noch die Lagenänderung der Glimmerblättchen ein Indicium für den Bewegungsgang dieses einzelnen Blättchenpaares sein, sofern andere Blättchen nicht störend eingreifen. Das kann u. a. in der Weise geschehen, daß ein bewegungslos gewordenes Blättchenpaar die Glimmerblättchen in konstanter Lage erhält oder daß die ungleichartige Bewegung der verschiedenen Blättchen als Resultante ein unbestimmtes Heben und Senken der Glimmerblättchen verursacht. Inwieweit auf solche Weise kleine Oszillationen entstehen, ist nicht leicht zu kontrollieren. Für ansehnlichere Bewegungen, somit auch für die normalen Schlafbewegungen, kommen indes derartige Kombinationen nicht in Betracht, sofern die Kontrolle ergibt, daß sich alle Blättchen annähernd gleichartig bewegen. Das ist aber der Fall, wenn gesunde, kräftige Blätter vorsichtig bandagiert und behandelt werden. Denn dann führen sie ihre Bewegungen ebenso gut und schön aus wie die anderen, nicht bandagierten Blätter derselben Pflanze.

Zu den Versuchen dienten in der Regel Pflanzen mit 3—10 entfalteten Blättern, die in einem Kulturkasten oder im Gewächshaus erzogen und zuletzt 8—14 Tage im Gewächshäuschen des

botanischen Instituts gehalten worden waren. Zumeist wurden die Glimmerblättchen in der früher (S. 269) beschriebenen Weise an einem Fiederstrahl eines geteilten Blattes, in einigen Fällen aber an dem ersten, ungeteilten Fiederblatt[1]) angebracht. Am häufigsten kamen die im Handel als speciosa und als nana superba bezeichneten Kulturrassen zur Verwendung, und in jedem Falle wurde ein recht kräftiges Blatt einer kräftigen Pflanze benutzt. Dabei wurden jüngere, aber nicht zu junge Blätter ausgewählt, weil bei letzteren sich die Blättchen im Dunklen nur bis zu einem gewissen Grade öffnen.[2]) Bei den meisten Versuchen befand sich hinter jeder Küvette eine Tantallampe (vgl. S. 289). Bei den Versuchen, in denen je 2 Tantallampen in Anwendung kamen, war zur Dämpfung des Lichts zwischen Pflanze und Küvette je eine leicht mattierte Scheibe aufgestellt.

Wie die Kurve ausfällt, welche durch die normalen tagesperiodischen Bewegungen der Blättchen von Albizzia lophantha gezeichnet wird, ist aus den Fig. 12, 13 und 14 zu ersehen. In Fig. 12 ist ein Stück eines im Nordhäuschen gewonnenen Kurvenblattes in natürlicher Gestalt und Größe wiedergegeben, um zu zeigen, wie sich die von der Pflanze geschriebene Kurve, sowie die nach dem Fixieren des berußten Papiers eingetragenen Zeitkurven und Zeitmarkierungen ausnehmen. Die Kurven Fig. 13 und 14 sind dagegen, wie alle übrigen Kurven, durchgepaust (vgl. S. 276) und auf $^2/_3$ der natürlichen Größe reduziert wiedergegeben. In Fig. 13 entspricht aber nur das am 30. 4., in Fig. 14 das am 22. 7. geschriebene Kurvenstück der normalen Tagesbewegung. Dieses gilt in Fig. 12 nur für das am 12. 5. registrierte Kurvenstück, in dem freilich eine kleine Abweichung dadurch zustande kam, daß die Pflanze bis 7 Morgens dunkel gehalten wurde, also erst ca. $2^1/_2$ Stunden nach Sonnenaufgang an das Tageslicht kam.

Bei der Beurteilung aller auf Albizzia lophantha und Mimosa Speggazzinii bezüglichen Kurven ist zu beachten, daß man die Lage und die Schlafbewegungen der Blättchen üblicherweise nach dem Winkel beurteilt, den die Blättchen eines Paares miteinander

1) Bei den im künstlichen Licht erwachsenen Pflanzen beobachtete Semon (l. c. S. 245) bei den Blättchen dieses Blattes minder vollkommene Schlafbewegungen, während diese bei meinen Pflanzen ebenso schön ausfielen wie bei den Blättchen der geteilten Blätter.

2) Pfeffer, l. c. S. 49.

bilden, während die früher (S. 279 Anmerkung 1) mitgeteilten Zahlenwerte die numerischen Beziehungen angeben, welche zwischen dem Fortrücken der Spitze des Fadendreieckes und der Erhebung eines Glimmerblättchens aus der horizontalen in die vertikale Lage bestehen (vgl. Fig. 3, S. 268). Wird also auf Grund dieser Beziehungen die einem Kurvenstücke entsprechende Winkelbe-

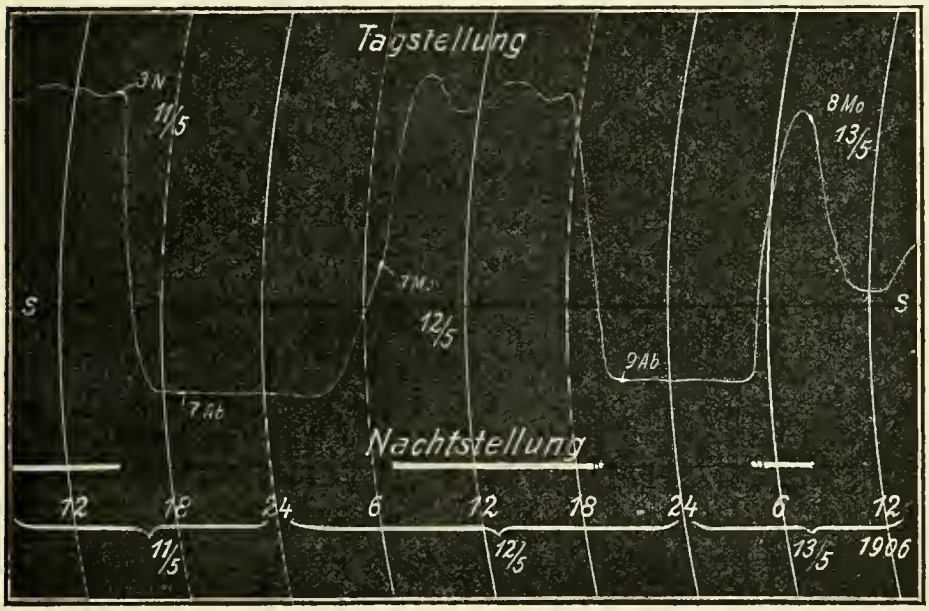


Fig. 12.

Es ist in natürlicher Gestalt und Größe das Teilstück einer Kurve wiedergegeben, die von den Fiederblättchen der Albizzia lophantha in dem Nordhäuschen des Instituts auf die Trommel des Apparats II (S. 272) geschrieben wurde, als dieser noch eine Umdrehung in ca. 7 Tagen ausführte (vgl. S. 273 Anm. 1). Die Länge des Armes *a* des Schreibhebels (Fig. 1, S. 265) betrug 90, die des Armes *b* 180 mm. Das Wetter war ziemlich klar, die Temperatur schwankte im Häuschen vom 11. 5. bis 13. 5. zwischen 15,2—21,0 C. Über die Eintragung der Zeitkurven vgl. S. 276. Als die Lage der Spitze des Schreibzeigers zu der neben der Kurve stehenden Zeit markiert wurde, wurde zugleich in der S. 276 angegebenen Weise die in der Figur sichtbare kleine Erweiterung der Kurve hervorgerufen. Die weiße Linie kennzeichnet die Beleuchtungszeit und durch die anschließenden Punkte wird der allmähliche Lichtwechsel am Morgen und Abend charakterisiert. Die Pflanze wurde am 11. 5. um 3 Nachm. in der S. 303 angegebenen Weise verdunkelt und kam erst um 7 Morgens am 12. 5. wieder ans Licht. Weiterhin wurde die Pflanze am 13. 5. um 8 Morgens verdunkelt.

wegung ermittelt, so muß der so gefundene Wert verdoppelt werden, um den nach dem Winkelabstand beider Glimmerblättchen bemessenen Wert zu erhalten. Eine solche Bewegung der beiden Glimmerblättchen aus der Horizontallage bis zur Vertikalstellung (richtiger bis zur Annäherung auf 20—30 Grad (vgl. S. 308)) hat

insgesamt ein Fortrücken der Spitze des Fadendreieckes (*h* und *h'* in Fig. 3 *A* und *B*) um ca. 20 mm zur Folge und bedingt somit in den registrierten Kurven einen Ausschlag von ca. 40 mm, da in allen Versuchen mit Albizzia lophantha ein zweifach vergrößernder Schreibhebel angewandt wurde. Der Umstand, daß sich die Blättchen zum Teil über die Horizontallage hinaus öffnen, daß die Glimmerblättchen nicht immer genau die früher angegebenen Dimensionen hatten, daß ferner der Verbindungsfaden (*h* und *h'* in Fig. 3) nicht immer gleich lang war, bringt es mit sich, daß die in verschiedenen Versuchen erhaltenen Ausschläge nicht ganz übereinstimmen. Im übrigen ist an anderer Stelle (S. 279, Anmerkung 1) angegeben, in welchem Sinne sich der Ausschlag des Schreibhebels mit der Winkelbewegung der Glimmerblättchen ändert, und in wie weit diese nach jenem beurteilt werden kann.

Die bezeichneten Kurvenstücke der Fig. 12, 13, 14 entsprechen übrigens durchaus dem direkt beobachteten Gang der Schlafbewegungen der Blättchen von Albizzia und fallen in der Hauptsache übereinstimmend aus, obgleich sie zu verschiedenen Zeiten geschrieben wurden. In allen Figuren sieht man, daß sich die Blättchen am Morgen schnell in die Tagstellung begeben, in der sie während des Tags verharren, um sich gegen Abend schnell zu schließen und, wie es der horizontale Kurventeil zeigt, längere Zeit geschlossen zu bleiben. Die geringen und veränderlichen Oszillationen während der Tagstellung sind durch Lichtschwankungen usw. verursacht und fallen demgemäß bei konstanter, künstlicher Beleuchtung aus. In wie hohem Grade durch eine frühzeitige Lichtentziehung die Schließung beschleunigt wird, geht daraus hervor, daß sich die Blättchen bereits gegen 5 Uhr Nachmittags in voller Nachtstellung befanden, als am 11. 5. (Fig. 12) um 3 Nachmittags verdunkelt worden war. Andererseits zeigt der Verlauf der Kurve am 12. 5., daß die Erhellung um 7 Morgens einen steileren Verlauf der Kurve, also eine ansehnliche Beschleunigung der Öffnungsbewegung verursachte. Aus dieser Kurve (am 12. 5.) ist zugleich zu ersehen, daß sich am Morgen die Blättchen auch dann entfalten, wenn die Pflanze dunkel gehalten wird, daß aber dann die Öffnungsbewegung langsamer fortschreitet.

Wie im Dunkeln und ebenso bei konstanter Beleuchtung die Tagesbewegungen allmählich ausklingen, ist aus den Fig. 13 und 14 zu ersehen. Betrachten wir zunächst die Fig. 13, so sehen wir,

daß die Tagesperiode schon am 4. 5., also am vierten Tage nach der Übertragung ins Dunkle sehr stark reduziert ist. Von da ab sind dann nur kleinere Oszillationen bemerkbar, die einen kürzeren Rhythmus einhalten und Winkelbewegungen der Blättchen von ca. 2—5 Grad entsprechen. Dabei ist aber noch keine Dunkelstarre[1]) eingetreten, denn das Blatt reagierte deutlich auf Beleuchtung, als die Pflanze am 7. 5. ans Tageslicht zurückkam, und ging am Abend dieses Tages in volle Nachtstellung über. Da die Verdunklung nur eine transitorische Schließung hervorruft, so darf man eigentlich erst die Bewegungen nach dem realisierten Öffnen der Blättchen, also vom Mittag des 1. 5. ab als Nachschwingungen ansprechen, die demgemäß drei volle Rhythmen erkennen lassen.

Mit dieser Registrierung stimmen in der Hauptsache die Kurven überein, die ich früher auf Grund von 2—3 stündigen, direkten Beobach-

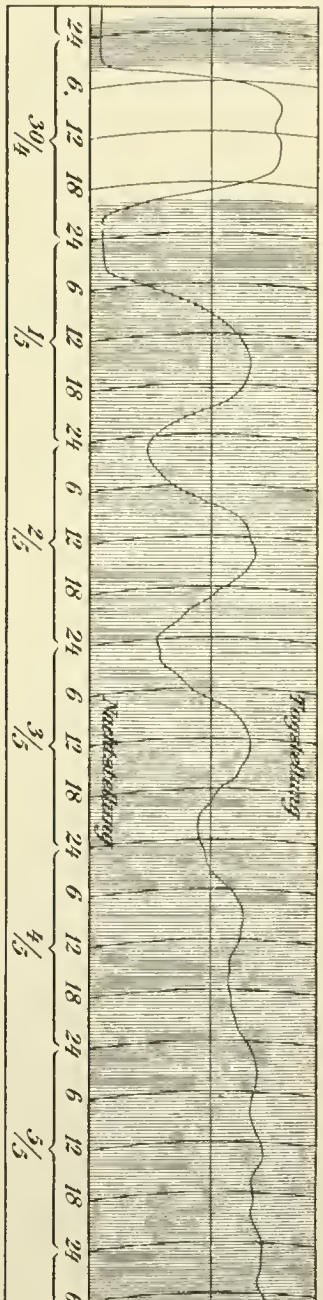


Fig. 13.

Die Pflanze wurde am 30. 4. gegen 9 Abends in das S. 304 erwähnte Dunkelzimmer gestellt. In diesem betrug die Temperatur anfangs 18,8 C. und stieg bis zum Schluß des Versuchs auf 19,4 C, schwankte aber im Laufe eines Tages höchstens um 0,3 C. Der Ausschlag in der Kurve ist besonders deshalb etwas weniger ansehnlich als z. B. in den Kurven Fig. 12 und 14, weil das angewandte Glimmerblättchen nicht ganz so hoch war, wie in diesen Versuchen. Die benutzten Blättchen gehörten zu einem mittelalten, geteilten Fiederblatt. Benutzt wurde ein zweifach vergrößernder Schreibzeiger von 80 : 160 mm. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

1) Über Dunkelstarre vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 532.

tungen konstruierte und auf Taf. II meiner „Periodischen Bewegungen 1875" publizierte. Dabei ist zu beachten, daß sich Kurve 1 auf Taf. II auf ein jüngeres, Kurve 2, sowie auch die Kurve der nebenstehenden Fig. 13 auf ein mittelaltes Blatt beziehen, das sich im Dunkeln weit öffnete (vgl. S. 310). Auch bei den auf Taf. II (l. c.) wiedergegebenen Kurven sind die Nachschwingungen am 4. Tage nach der Verdunklung auf einen geringen Wert zurückgegangen. Jedoch beträgt die Winkelbewegung, welche die Blättchen vom ersten bis zum zweiten Tage nach der Verdunklung ausführten 140—150 Grad, während diese Winkelbewegung nach der Kurve in Fig. 13, sowie nach den direkt an diesen Blättchen angestellten Beobachtungen etwa 100 Grad ausmacht. Einen höheren Wert beobachtete ich auch nicht in zwei anderen Versuchen, die ähnliche Kurven lieferten wie Fig. 13. Ja in einem dieser Versuche überstieg die bei den Nachschwingungen ausgeführte Winkelbewegung nicht 60—65 Grad.

Derartige Unterschiede können sehr wohl schon durch individuelle Eigenheiten, durch die vorausgegangenen Beleuchtungsverhältnisse, überhaupt durch die Gesamtheit der Außenbedingungen verursacht sein, sowie sich auch die Dunkelstarre bald früher, bald später einstellt. Indes ist auch zu beachten, daß in den älteren Versuchen nicht immer für eine zureichende Konstanz der Temperatur gesorgt war. Denn, wie im näheren von Jost[1]) gezeigt wurde, rufen schon mäßige Temperaturschwankungen merkliche Bewegungen der Blättchen von Albizzia lophantha und Mimosa pudica hervor, so daß unter solchen Umständen ein Stillstand erst mit der Dunkelstarre eintritt. Es ist also nicht ausgeschlossen, daß rhythmisch wiederkehrende Temperaturschwankungen bewirkten, daß Sachs[2]) zuweilen noch nach 12tägigem Aufenthalt im Dunkeln Bewegungen an den Blättchen von Albizzia und Mimosa beobachtete. Auch muß ich dahin gestellt lassen, ob etwa Temperaturschwankungen bei den Versuchen Semons[3]) mitspielten, bei welchen die Tagesbewegungen der Blättchen von Albizzia noch nach 5tägigem Aufenthalt im Dunkeln deutlich hervortraten.

1) Jost, Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, Bd. 27, S. 438, 477; 1898, Bd. 31, S. 382; Botan. Zeitung 1897, S. 32 (vgl. diese Abhandlung S. 330).

2) Sachs, Flora 1863, S. 488.

3) Semon, Biolog. Centralbl. 1905, Bd. 25, S. 246, Kurve I.

Das Ausklingen der Tagesperiode bei kontinuierlicher Beleuchtung spielt sich in analoger Weise ab wie im Dunkeln. Auch in der in Fig. 14 wiedergegebenen Kurve sind 4 Tage nach Beginn der Dauerbeleuchtung nur noch schwache Oszillationen in einem kürzeren Rhythmus zu erkennen, die dann, während der in der Kurve nicht wiedergegebenen Zeit, so weit schwinden, daß am 30. 7. fast eine gerade Linie geschrieben ist. Die Amplitude der Nachschwingungen scheint aber im Dauerlicht geringer auszufallen als im Dunkeln (vgl. Fig. 13). Denn von 12 Mittags am 23. 7. ab erreicht der

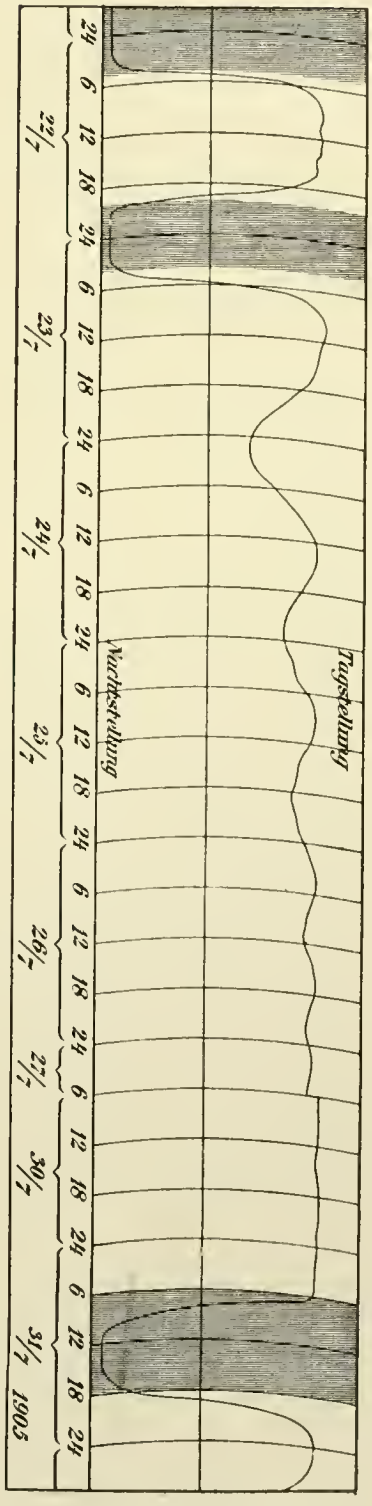


Fig. 14.

Eine Pflanze, an der ein Fiederstrahl eines geteilten jüngeren Blattes bandagiert war, wurde am 22. 7. 1905 gegen 10 Abends aus dem Nordhäuschen in den dunkel gehaltenen Raum gestellt, in dem sie am anderen Morgen, von 4 Uhr ab, in kontinuierliche Beleuchtung mit je einer Tantallampe kam. Die Temperatur war während der Beleuchtung 19,6—20,1 C und schwankte während eines Tages um weniger als 0,3 C. Größere Schwankungen kamen auch nicht in den anderen noch mitzuteilenden Versuchen vor, bei denen deshalb die Temperaturkonstanz nicht besonders hervorgehoben wird. Die beiden Schenkel des Schreibhebels maßen in diesem Versuche (wie bei allen Versuchen mit den Blättchen von Albizzia, sofern nichts anderes gesagt ist) 80 und 160 mm. Die zu 6 Morgens am 27. 7. gehörende Bogenordinate ist zugleich die Ordinate für 6 Morgens am 30. 7., da das inzwischen geschriebene Kurvenstück weggelassen ist und die Kurventäfter entsprechend zusammengeschoben sind. Am 31. 7. wurde die Pflanze um 6 Morgens verdunkelt und von da ab während einiger Tage in einem 12stündigen Rhythmus erhellt und verdunkelt. — $^2/_3$ der natürl. Größe.

Winkelausschlag der im Dauerlicht gehaltenen Blättchen nur noch ca. 60 Grad. Ansehnlicher fiel die Amplitude auch nicht in zwei anderen graphischen Aufzeichnungen aus, die ähnliche Kurven lieferten wie Fig. 14.

Vielleicht hängt diese Reduktion der Amplitude mit der orientierenden Wirkung der Beleuchtung zusammen, die am Tageslicht bekanntlich dahin arbeitet, die Blättchen in der üblichen Lichtlage zu erhalten (vgl. § 8, 13). Deshalb beobachtet man auch ein mehr oder minder ansehnliches Öffnen der Blättchen über die Horizontale hinaus, wenn man über den Fiederstrahl einen Streif von schwarzem Stoff so legt, daß die basalen Teile der beiderseitigen Blättchen, und damit die lichtempfindlichen Gelenke, beschattet werden. Bis zu einem gewissen Grade dürfte aber auch unsere künstliche Beleuchtung mit Tantallampen orientierend, d. h. derart wirken, daß eine Ablenkung des Blättchens eine Reaktion hervorruft, die auf seine Zurückführung in die Gleichgewichtslage hinzielt. Daneben arbeitet offenbar noch ein photonastischer Einfluß dahin, daß die Öffnungsweite der Blättchenpaare mit der Lichtintensität gesteigert wird. Dieser Einfluß ist wahrscheinlich einer der Faktoren, die bewirken, daß sich die Blättchenpaare von Albizzia bei Beleuchtung mit je 2 Tantallampen oft bis 220—240 Grad öffnen. Ich lasse dahin gestellt, ob dieses Hinausgehen über die Horizontallage im Tageslicht deshalb unterbleibt, weil die photonastische Bestrebung durch die orientierende Wirkung der relativ ansehnlicheren Oberbeleuchtung kompensiert wird, oder ob bei der Erzielung des besagten Erfolgs in starker Beleuchtung mit Tantallicht andere Momente dominierend mitspielen. Jedenfalls sah ich mich veranlaßt in den meisten Versuchen nur je eine Tantallampe zu benutzen (S. 289) und erreichte damit, daß sich jüngere Blättchen, wie sie in dem in Fig. 14 dargestellten Versuche angewandt wurden, ungefähr plan ausbreiteten und ältere sich nur bis 200 oder höchstens bis 220 Grad öffneten.

Zu analogem Resultate führten auch meine früheren Versuche bei kontinuierlicher, künstlicher Beleuchtung.[1]) Wenn dabei die Tagesbewegungen erst nach 5 Tagen gänzlich verschwanden, so dürfte das wohl dadurch verursacht worden sein, daß die Methode

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 34.

der Beleuchtung gewisse Lichtschwankungen mit sich brachte. Warum bei den Versuchen Semons[1]) in Dauerbeleuchtung die tagesperiodischen Bewegungen noch länger anhielten, vermag ich nicht zu sagen.

Folgt aus unseren Erfahrungen zugleich, daß die Blättchen von Albizzia keine ansehnlichen autonomen Bewegungen ausführen, so ist damit doch nicht gesagt, daß diese gänzlich fehlen. Tatsächlich konnte ich bei Beobachtung mit dem Horizontalmikroskop[2]) kleine Hebungen und Senkungen der Spitze der Blättchen von Albizzia erkennen, die etwa $^1/_2$ bis $^3/_4$ mm betrugen und in einem kurzen Rhythmus ausgeführt wurden. Ob aus solchen Oszillationen die geringen Hebungen und Senkungen resultieren (vgl. S. 315), die in der Kurve auch nach längerer Dauerbeleuchtung bemerklich sind (vgl. Fig. 14 am 30. 7.) habe ich nicht verfolgt. Bemerken will ich aber, daß in unseren Versuchen, auch nach dem Ausklingen der Tagesperiode, alle Fiederblättchen dauernd dem Glimmer angepreßt blieben. Daraus ist zu ersehen, daß keines der Versuchsblättchen für sich eine merkliche Oszillation ausführte, da auch eine geringfügige Abhebung vom Glimmer bemerkt worden wäre.

Ein solches Aufhören der Blättchenbewegungen wurde aber nicht nur in den schon erwähnten Experimenten, sondern auch noch in einer Anzahl anderer Versuche beobachtet, bei denen, zur schnelleren Eliminierung der Tagesperiode, die Pflanze am Nachmittag verdunkelt wurde und Abends in die Dauerbeleuchtung kam.[3])

In allen Fällen waren die Blättchen vollkommen reaktionsfähig, wie das auch aus der Fig. 14 zu ersehen ist. Denn durch die Verdunklung um 6 Morgens am 31. 7. wurden die Blättchen in der üblichen Weise in die Nachtstellung gebracht und führten fernerhin die normalen tagesperiodischen Bewegungen aus, als sie jedesmal von 18—6 Uhr im Tantallicht und von 6—18 Uhr im Dunkeln gehalten wurden.

Nachdem die Blättchen während 3 Tagen diesem Beleuchtungswechsel ausgesetzt gewesen waren, wurden sie wiederum dauernd beleuchtet und es wurde nun eine Nachschwingungskurve registriert, die der in Fig. 14 dargestellten sehr ähnlich war. Es

1) Semon, l. c. Vgl. die Kurven II und V auf S. 246 u. 247.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl., Bd. 2, S. 22.

3) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 34.

war sogar überraschend, daß die Amplitude in zwei Versuchen nicht viel geringer ausfiel, obgleich doch eine schwächere Beleuchtung angewandt wurde und obgleich zudem dem Tantallicht, vermöge seiner Zusammensetzung, eine geringere paratonische Wirkung zukommt, als dem Tageslicht. Als eine Folge dieser geringeren Wirksamkeit ist es auch anzusehen, daß die Blättchen, wie es die Kurve zeigt, während der Nachtstellung nicht so lange aneinandergepreßt blieben. Denn bei Verwendung des wirksameren Quecksilberlichts wurde eine ähnliche Aneinanderpressung erzielt, wie nach Beleuchtung mit Tageslicht. Da bei der Aufstellung der Quecksilberlampe (Fig. 9, S. 293) eine stärkere Oberbeleuchtung zu Stande kommt, so näherte sich die während der Beleuchtungszeit geschriebene Kurve, analog wie die in möglichst konstantem Tageslicht registrierte, für längere Zeit mehr dem horizontalen Verlaufe, als es bei den Versuchen im Tantallicht der Fall ist, bei dem die orientierende Wirkung der Oberbeleuchtung ausfällt oder doch sehr zurücktritt.

Aus diesem Verhalten ergibt sich ohne weiteres, daß auch schon eine einmalige Verdunklung Nachschwingungen im Gefolge haben muß. Da es mir aber nicht darauf ankam zu erfahren, in wie weit diese geringer ausfallen, als nach wiederholtem Beleuchtungswechsel, so habe ich in dieser Richtung keine besonderen Versuche angestellt. Übrigens geht aus einem früheren Versuche, dessen Resultat ich auf Taf. I B meiner „Periodischen Bewegungen 1875" graphisch dargestellt habe, hervor, daß, außer der nächsten paratonischen Wirkung, auch sehr deutliche Nachschwingungen auftreten, wenn die in Dauerbeleuchtung aperiodisch gewordenen Blättchen verdunkelt und im Dunkeln gehalten werden.

Das Reaktionsvermögen der Blättchen von Albizzia lophantha ist aber derart, daß durch einen abgekürzten Beleuchtungsturnus auch ein entsprechender Bewegungsrhythmus hervorgerufen wird. So zeigt die Kurve Fig. 15, daß sogleich ein 6 : 6 stündiger[1]) Bewegungsrhythmus eintrat, als die in kontinuierlicher Beleuchtung aperiodisch gewordene Pflanze abwechselnd 6 Stunden verdunkelt und beleuchtet wurde, und daß fernerhin (am 28. 10.) ein 3 : 3-stündiger Lichtwechsel auch einen isochronen Bewegungsturnus

1) Mit 6 : 6 stündig oder mit $6H : 6D$, $18H : 6D$ usw. wird in unzweideutiger Weise die Zeit der Beleuchtung (H) und der Verdunklung (D) gekennzeichnet.

hervorrief. Ebenso konnten ein 2 : 2 stündiger und sogar ein 1 : 1-stündiger Bewegungsrhythmus erzielt werden, bei denen die Bewegungsamplitude naturgemäß noch mehr reduziert wurde, als bei dem 3 : 3 stündigen Turnus.

Demgemäß läßt sich eine durch Verdunklung (bzw. Erhellung) hervorgerufene Bewegungsreaktion durch Erhellung (bzw. Verdunklung) jederzeit umwenden. Dabei üben, wie es der Verlauf der Kurve in Fig. 15 zeigt, Verdunklung und Erhellung anscheinend eine gleich starke paratonische Wirkung aus, wobei allerdings zu beachten ist, daß in unseren Versuchen die Erhellung stets auf Blätter wirkte, die sich mindestens in partieller Schlafstellung befanden.

Daß die Umwendung durch die paratonische Wirkung des Beleuchtungswechsels ziemlich schnell erfolgt, ist schon aus Fig. 15 zu ersehen. Im allgemeinen verstreichen bis zum Beginn der

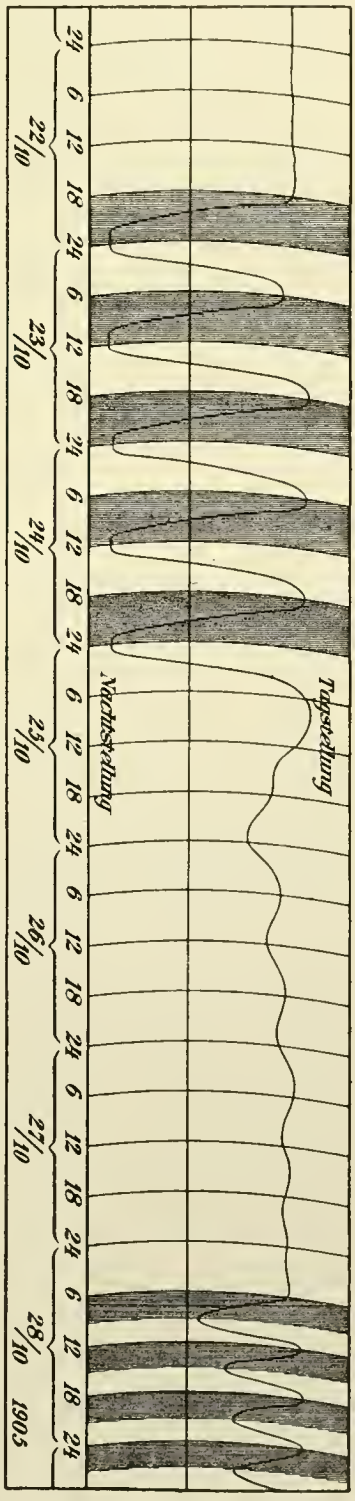


Fig. 15.

Die bei kontinuierlicher Beleuchtung aperiodisch gewordene Albizzia lophantha wurde von 6 Abends am 22. 10. ab in einem 6 : 6 stündigen Rhythmus verdunkelt und beleuchtet, und vom 24. 10. 12 Nachts ab, unter Benutzung von je einer Tantallampe, dauernd beleuchtet. Nach annäherndem Ausklingen der Nachschwingungen wurde dann ein 3 : 3 stündiger Beleuchtungswechsel angewandt. Bei der hier nicht wiedergegebenen Fortführung des Versuchs wurde fernerhin durch Anwendung eines 12 : 12 stündigen Beleuchtungsrhythmus sofort die tagesperiodische Bewegung ebenso schön hervorgerufen, wie in der Kurve Fig. 14. Die Temperatur war fast vollkommen konstant und lag zwischen 18,0—18,5° C. — $^2/_3$ der natürl. Größe.

Umwendung 10—30 Minuten, wie im näheren Versuche ergaben, bei denen die Bewegungen auf einer Trommel mit 24stündiger Umdrehungszeit registriert wurden. In Fig. 16 ist ein Stück einer solchen Kurve wiedergegeben, die von den am Tageslicht befindlichen Blättchen aufgezeichnet wurde, welche um 12 Uhr Mittags verdunkelt und um 1 Uhr wieder erhellt wurden. Da es sich in diesem Falle nur bei dem Erhellen um die Überwindung einer induzierten Bewegungstätigkeit handelt, so wird natürlich die durch die Verdunklung ausgelöste Reaktion schneller bemerklich.

Die Kurve Fig. 15 zeigt ferner, daß die durch den 6 : 6stündigen Beleuchtungswechsel hervorgerufene Bewegungstätigkeit Nachschwingungen zur Folge hat, die bei konstanter Beleuchtung

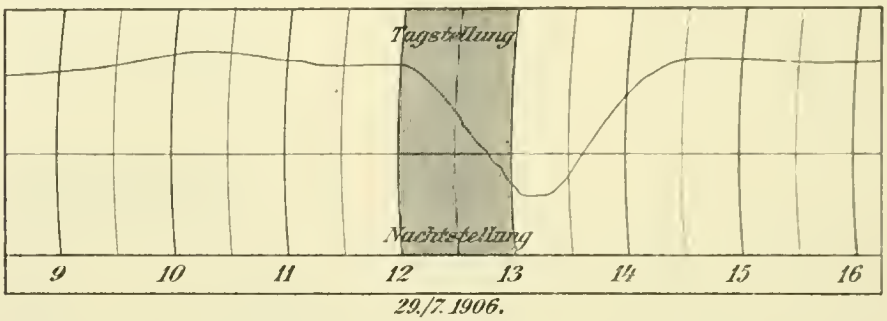


Fig. 16.

Stück einer Kurve, die mit dem Apparat Nr. 3 (S. 273), bei 24stündiger Umdrehungszeit der Trommel, registriert wurde, in natürl. Größe. Die benutzte Albizzia lophantha befand sich am Tageslicht und wurde nach der S. 303 angegebenen Methode um 12 Mittags verdunkelt und um 1 Uhr wieder ans Licht gebracht. Es sind auch die Bogenordinaten für die halben Stunden eingetragen. Natürl. Größe.

allmählich ausklingen. Jedoch muß ich unentschieden lassen, ob hierbei, und ebenso bei den Nachschwingungen im Dunkeln, eine Neigung besteht, den vorausgegangenen 6 : 6stündigen Rhythmus zu wiederholen. Denn wenn man eine solche Tendenz allenfalls aus der Kurve Fig. 15 herauslesen könnte, so ist andererseits zu bedenken, daß ein ähnlicher, abgekürzter Bewegungsrhythmus auch nach dem Ausklingen der Nachschwingungen der Tagesperiode beobachtet wurde (vgl. Fig. 13 u. 14), und daß eine ähnliche Nachschwingung wie in Fig. 15 auch nach einem 3 : 3stündigen Bewegungsrhythmus eintrat. Jedenfalls besteht aber keine ausgesprochene Tendenz in den Nachschwingungen eine dem Tagesturnus entsprechende Rhythmik einzuschlagen, wie das z. B. bei den Blättern von Phaseolus der Fall ist. Auf diese Verhältnisse

kommen wir aber erst später zu sprechen und dabei wird ersichtlich werden, daß die Frage, ob das besagte Bestreben in geringem Grade auch bei den Blättchen von Albizzia besteht, nicht wichtig genug ist, um zu ihrer Entscheidung eine ausgedehnte Untersuchung zu unternehmen. Vielleicht sind die beiden Hauptmaxima, die in der Kurve Fig. 15 am 25. 10 und 26. 10. auf 6 Morgens fallen, Andeutungen einer Nachschwingungsbestrebung im Tagesrhythmus. Eine solche Tendenz trat etwas markierter in einer Kurve hervor, die von einer Pflanze geschrieben wurde, welche nach 6 : 6 stündigem Beleuchtungswechsel im Dunkeln gehalten worden war.

Jedenfalls dominieren, bei Anwendung eines Beleuchtungswechsels in kürzeren Intervallen, die paratonischen Wirkungen derart, daß in dem Verlauf der Kurve keine Störungen vorkommen, die auf die Existenz eines tagesperiodischen Bewegungsstrebens hinweisen, wie es der Fall sein müßte, wenn ein solcher Bewegungsrhythmus auch nur mit einiger Energie angestrebt würde. Dieses Überwiegen der paratonischen Wirkungen macht es verständlich, daß die 6 : 6 stündige Bewegungsrhythmik, nach einigen Unregelmäßigkeiten, auch dann bald in reiner Form ausgeführt wird, wenn man dem bezüglichen Beleuchtungswechsel eine Pflanze unterwirft, welche bis dahin die üblichen tagesperiodischen Schlafbewegungen vollbrachte. Aus gleichen Gründen gelingt es auch leicht und schnell den Tagesrhythmus der Blätter von Albizzia um 12 Stunden zu verschieben, wenn man zur Nachtzeit beleuchtet und während der Tageszeit verdunkelt.

Der durch einen Reizanstoß erzielte Erfolg ist bekanntlich stets von den, mit der Entwicklung und den übrigen Bedingungen veränderlichen Eigenschaften der Pflanze abhängig, die aber ebenso für die Nachschwingungen entscheidend sind, welche ja durch die ausgelösten internen Tätigkeiten und Störungen bestimmt und reguliert werden (vgl. § 18, 19). Demgemäß muß zwischen den Nachschwingungen und dem durch die Außenreize aufgedrängten Zeitmaß der Bewegungen nicht notwendig Isochronie bestehen, sowie ja auch ein Pendel, das man zwangsweise in einem beliebigen Rhythmus hin- und herbewegt hat, seine Nachschwingungen immer in demjenigen Rhythmus ausführt, der durch die Eigenschaften (die Länge) des Pendels bestimmt ist. Analoges kommt in der Tat (wie schon oben angedeutet wurde) bei den

Blättern von Phaseolus vor. Bei den Blättchen von Albizzia lophantha aber halten die Nachschwingungen nicht immer dasselbe Tempo ein und stimmen nicht immer mit dem Zeitmaß der primären Reizreaktion (Rezeptionsbewegung) überein. Diese Beziehungen, die schon in den „Periodischen Bewegungen, S. 44" festgestellt wurden, fand ich auch bei meinen neuen Untersuchungen bestätigt, in welchen übrigens diese Probleme ebenfalls nicht speziell verfolgt wurden. Ich gehe deshalb nicht näher auf diese Frage ein und erwähne nur, daß sich z. B. schon aus dem vorhin Gesagten ergibt, daß die auf einen 3 : 3stündigen Beleuchtungswechsel folgenden Nachschwingungen einem Rhythmus folgen, der länger ist, als der vorausgegangene paratonische Bewegungsrhythmus, aber kürzer als die Tagesperiodizität. Nach meinen übereinstimmenden älteren und neueren Beobachtungen (vgl. Period. Bewegungen Taf. II und diese Arbeit Fig. 13 u. 14) halten allerdings die Nachschwingungen der normalen Schlafbewegungen zunächst annähernd den Tagesrhythmus ein, gehen aber zuletzt in ein etwas abgekürztes Tempo über.

In Übereinstimmung mit den in den Periodischen Bewegungen S. 43 mitgeteilten Resultaten, ergaben auch die neuen Versuche, daß die Zeitdauer eines Hin- und Hergangs, der durch eine Verdunklung (oder Erhellung) hervorgerufen wird, bei den Blättchen von Albizzia nicht konstant ist, vielmehr zwischen einigen bis 24 Stunden liegen oder auch noch länger ausfallen kann. Im allgemeinen scheint nämlich (bei außerdem gleichen Bedingungen) die Zeitdauer mit der Größe der Amplitude der Rezeptionsbewegung (also auch mit der Intensität der Reizung) zuzunehmen[1]), so daß gewöhnlich erst bei starker Reizwirkung eine Oszillationsdauer von ungefähr 24 Stunden erreicht wird. Da es mir aber nicht um nähere Feststellung dieser Beziehungen zu tun war, so habe ich mich derzeit nur mit der Bestätigung der allgemeinen Verhältnisse begnügt, die sich schon bei den, in der Hauptsache auf andere Ziele gerichteten Versuchen ergaben. Es sei deshalb hier nur auf die Kurve, Fig. 12 hingewiesen, die zeigt, daß der Hin- und Hergang, der auf die Verdunklung um 8 Morgens am 13. 5. erfolgte, ungefähr um 5 Nachmittags (der reproduzierte Kurventeil reicht nicht ganz so weit), also nach 9 Stunden vollendet war.

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 43.

Die Dauer einer Rezeptionsbewegung kann natürlich nur nach den Versuchen bemessen werden, bei welchen die Pflanze nach dem Verdunkeln dauernd im Finstern (oder nach dem Erhellen im Licht) bleibt, da sich eine Reaktion nicht ruhig abspielt, wenn durch den erneuten Beleuchtungswechsel antagonistische Reizwirkungen ausgelöst werden. Andererseits ist bereits (S. 312) darauf hingewiesen, daß eine im Gang befindliche Bewegung durch eine gleichsinnig gerichtete Reizreaktion beschleunigt wird. Auch bedarf es keiner besonderen Erklärung, daß und warum, z. B. nach einer Verdunklung, die Schließungsbewegung der Blättchen beschleunigter sich abspielt, als diejenige Öffnungsbewegung, durch welche die im Dunkeln bleibenden Blättchen in die geöffnete Gleichgewichtslage zurückgeführt werden (Vgl. Fig. 12 und die Nachschwingungskurven in Fig. 13 u 14).

Die näheren Beziehungen zwischen Lichtabfall und Reaktionserfolg habe ich auch diesmal nicht studiert. Jedoch ist es wahrscheinlich, daß derselbe absolute Lichtabfall (oder Lichtzuwachs) eine geringere Reizwirkung auf die im hohen Lichtgenuß befindliche Pflanze ausübt, als auf diejenige, welche nur schwach beleuchtet ist[1]).

Ferner habe ich mich damit begnügt festzustellen, daß in der Hauptsache derselbe Erfolg erzielt wird, gleichviel ob ein plötzlicher Lichtwechsel angewandt oder dafür gesorgt wird, daß der Übergang von hell zu dunkel, sowie von dunkel zu hell, allmählich, d. h. im Laufe von 1—2 Stunden, erfolgt. Daß dabei in dem letztgenannten Falle der Verlauf der Kurve anfangs etwas weniger steil zu sein pflegt, als bei plötzlichem Beleuchtungswechsel ist leicht begreiflich und nicht so wichtig, daß es einer besonderen Besprechung bedarf. Ob aber die Amplitude und das Zeitmaß der Rezeptionsbewegung bei schnellem oder bei langsamem Lichtwechsel ansehnlicher ausfallen, habe ich ebenfalls nicht zu entscheiden versucht. Ein bestimmter Schluß in dieser Richtung läßt sich nicht daraus ziehen, daß bei einer sehr weitgehenden Verlangsamung des Beleuchtungsübergangs die Schlafbewegungen, soweit sie in einer transitorischen Ablenkung der Blätter aus der Gleichgewichtslage bestehen, unterbleiben müssen.[2])

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. 2. S. 504, 627.
2) Siehe Pfeffer, l. c. Bd. 2, S. 477.

Die Tatsache, daß die Blättchen von Albizzia schon dann eine gewisse Öffnungs- und Schließungsbewegung ausführen, wenn sie abwechselnd eine Stunde hell und dunkel gehalten werden, beweist, daß die Herstellung der Fähigkeit, auf einen Lichtwechsel zu reagieren, sogleich nach der Überführung in das Dunkle oder Helle beginnt. Faktisch pflegen die Blättchen schon nach 10 Minuten Beleuchtung ganz schwach, nach 1 oder 2 Stunden Beleuchtung schon erheblich auf Verdunklung zu reagieren.[1]) In welchem Verhältnis die Reaktionsfähigkeit mit der Beleuchtungszeit zunimmt, und nach welcher Zeit die höchste Reaktionsfähigkeit gewonnen ist, läßt sich schon deshalb nicht leicht in exakter Weise feststellen, weil bei der am Tageswechsel befindlichen Pflanze am Nachmittag der paratonische Erfolg der Verdunklung und die Nachschwingung gleichsinnig zusammenwirken.

Ohne daß ich bestrebt war diese Verhältnisse genauer zu präzisieren, läßt sich doch aus den vorliegenden Tatsachen ersehen, daß nach dem Einbringen in das Licht die Reaktionsfähigkeit zwar zunächst schnell zunimmt, aber in der Regel erst nach mindestens 5—7 Stunden den Maximalwert erreicht. Denn bei Pflanzen die sich im Sommer ungefähr von 5 Morgens ab im Licht befanden wurde durch die Verdunklung um 8 Morgens (vgl. Fig. 12 S. 311 am 13. 5.) nur eine partielle Schließung hervorgerufen, die auch um 10 und 12 Uhr vormittags noch nicht so vollständig auszufallen pflegte, als um 3 oder 5 Uhr nachmittags, wo die Verdunklung in der Regel eine ebenso vollständige Schließung der Blättchen bewirkt wie am Abend (vgl. Fig. 12 3 Nachm. am 11. 5.). Da aber die in Dauerbeleuchtung aperiodisch gewordenen Blättchen zeigen, daß die maximale Schließungsreaktion durch Verdunklung auch ohne Mitwirkung der Nachschwingungen erzielt wird, so dürfte dieses auch in den Nachmittagsstunden, also nachdem die Blättchen längere Zeit beleuchtet und reaktionell nicht in Anspruch genommen waren, der Fall sein.

Bei einer solchen ausreichenden und dominierenden paratonischen Wirkung ist es begreiflich, daß man keine auffällige, allmähliche Steigerung der Schlafbewegungen wahrnimmt, wenn man auf die im Dauerlicht aperiodisch gewordene Pflanze sogleich im vollen Maße den tagesperiodischen Beleuchtungswechsel ein-

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875. S. 57.

wirken läßt. Eine derartige Akkumulation wird aber dann bemerklich, wenn man eine schwächere paratonische Wirkung anwendet, wie das aus der in der Fig. 17 dargestellten Kurve zu ersehen ist. In diesem Versuch wurde eine in kontinuierlicher Beleuchtung mit Tantallicht aperiodisch gewordene Pflanze in der Weise einem 12 : 12 stündigen Beleuchtungswechsel unterworfen, daß nicht völlig verdunkelt, sondern nur eine Abschwächung des Lichtes auf $^1/_5$—$^1/_6$ der vollen Intensität herbeigeführt wurde. Unter diesen Umständen trat in der Tat vom 3. 5. bis zum 5. 5. eine allmähliche Steigerung der Schließbewegung ein, die am dritten Tag den, den obwaltenden Verhältnissen entsprechenden Höhepunkt erreichte. Dabei schlossen sich die Blättchen noch nicht vollständig, wie die weitere Zunahme der Schließungsbewegung zeigte, die eintrat, als am 7. 5. vollkommen verdunkelt wurde.

Nach diesen Erfahrungen müssen die Nachschwingungen, bei dem gleichsinnigen Zusammengreifen mit den paratonischen Erfolgen, einen gewissen, wenn auch zurücktretenden Einfluß auf den Verlauf und die Amplitude der

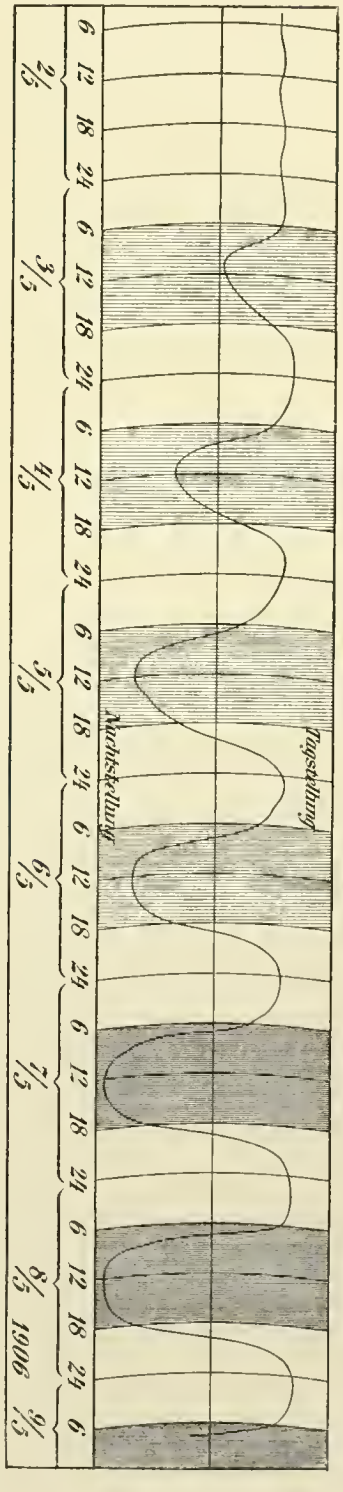


Fig. 17.

Albizzia lophantha wurde, mit je einer Tantallampe hinter jeder Küvette, beleuchtet und dann, vom 3. 5. ab, in der S. 299 angegebenen Weise abwechselnd 12 Stunden in schwache und volle Beleuchtung gebracht. [Anstatt der Lichtschwächung wurde vom 7. 5. ab voll verdunkelt. $^2/_3$ der natürlichen Größe. — Das gleichzeitig registrierte Blatt eines anderen Individiums lieferte eine ähnliche Kurve. Temp. 18,9—19,6° C.

Tagesbewegungen haben, die allerdings bei den Blättchen von Albizzia auch ohne diese Mitwirkung in vollendeter Weise zustande kommen würden.

Die hauptsächlichen Faktoren durch welche der Gang der Tagesbewegungen (vgl. S. 310, sowie Fig. 12, 13, 14) bestimmt und reguliert wird, sind (abgesehen von Temperatur) namhaft gemacht worden. Dabei ist stets zu beachten, daß die Schließbewegung der Blättchen eine transitorische Reaktion vorstellt, daß sich also die Blättchen bis zur Erreichung einer mehr oder minder ausgebreiteten Gleichgewichtslage auch im Dunkeln öffnen, nachdem sie, je nach der Reizgröße und anderen Bedingungen, nur kurze Zeit oder bis zu 12 Stunden aneinandergepreßt und deshalb an der realen Ausführung der angestrebten Bewegung gehindert waren[1]). Je nach der Zeitdauer dieser Aneinanderpressung und der Verdunklung werden also die Blättchen bei Tagesanbruch noch geschlossen oder bereits im Auseinanderweichen begriffen sein. Im einen, wie im anderen Falle wird aber durch die Erhellung die Öffnungsbewegung beschleunigt (vgl. Fig. 12). Hierdurch werden dann die Blättchen öfters, doch nicht immer, mehr oder weniger über die horizontale Ausbreitung hinausgeführt, die sie in der Hauptsache während des Tages einhalten. Wenn sie in dieser Lage, abgesehen von den durch Lichtschwankungen usw. veranlaßten Oszillationen[2]), längere Zeit verharren, so ist dabei die orientierende Wirkung der Beleuchtungsrichtung beteiligt, da ohne diese eine mehr abgerundete Kurve geschrieben wird, wie sie uns bei den Versuchen im Tantallicht und in den Nachschwingungen (Fig. 14, 17) entgegentritt. Bei der Verdunklung am Nachmittag gesellen sich dann die bis dahin zurückgehaltenen Nachschwingungsbestrebungen zu dem paratonischen Erfolge, der nach der vorausgegangenen, langen Beleuchtungszeit mit maximaler Energie eintritt.

Da der Bewegungsrhythmus der Blättchen von Albizzia lophantha durch den Beleuchtungsrhythmus bestimmt und dirigiert wird, so ist es begreiflich daß der Bewegungsverlauf zwar zu verschiedenen Jahreszeiten in der Hauptsache ähnlich ausfällt, aber im näheren den Einfluß der ungleichen Tageslänge usw. er-

1) Pfeffer, l. c. S. 48.
2) Pfeffer, l. c. S. 69.

kennen läßt. Zudem macht sich eine jede ansehnliche Lichtschwankung von genügender Dauer in dem Verlaufe der Kurve bemerklich, und es ist bekannt, daß besonders am Nachmittag, die Lichtabnahme, wie sie z. B. aufziehende dunkle Gewitterwolken bewirken, eine völlige Schließung der Blättchen von Albizzia, Mimosa usw. hervorrufen kann.

Wir haben schon dargetan, daß die Blättchen von Albizzia jederzeit auf einen Beleuchtungswechsel reagieren und daß sie durch die entsprechende Regulierung des Beleuchtungswechsels nicht nur zur Ausführung eines dem Tagesturnus entsprechenden, sondern auch zur Ausführung eines kürzeren Bewegungsrhythmus veranlaßt werden können (S. 318). Nach den Erfahrungen bei Dauerbeleuchtung darf man aber mit Sicherheit annehmen, daß Albizzia auch dann gut gedeihen würde, wenn sie während ihres ganzen Lebens z. B. abwechselnd 6 Stunden hell und dunkel gehalten würde und wenn demgemäß die Blättchenbewegungen nur in diesem Rhythmus stattfänden.

Da aber die Blättchen bei dreistündiger Erhellung oder Verdunklung noch nicht die höchste Reaktionsfähigkeit gewinnen, so ist es verständlich, daß z. B. bei dem in Fig. 15 (S. 319) dargestellten Versuche die registrierte Bewegungsamplitude bei 3 : 3 stündigem Wechsel nicht etwa $^1/_2$ sondern ungefähr nur $^1/_3$ so groß ausfällt als bei 6 : 6 stündigem Beleuchtungswechsel. Die ansehnlichere Schließbewegung der Blättchen bei Beginn des 3 : 3 stündigen Beleuchtungswechsels erklärt sich daraus, daß die erste Verdunklung (6 Morg. am 28./10.) auf eine Pflanze wirkte, die sich lange Zeit in Dauerbeleuchtung befunden hatte.

Auch bei dem 6 : 6 stündigen Beleuchtungswechsel scheinen die Blättchen von Albizzia noch nicht oder doch nicht immer die maximale Reaktionsfähigkeit zu gewinnen. Denn nach dem Verdunkeln kam es nicht immer zur vollständigen Aneinanderpressung der Blättchen. Wo diese eintrat, pflegte sie aber kürzere Zeit zu dauern als bei einem 12 : 12 stündigem Beleuchtungswechsel, wie sich schon daraus ergab, daß zuweilen die Öffnungsbewegung der Blättchen schon begonnen hatte, wenn nach 6 stündiger Verdunklung die Beleuchtung einsetzte (vgl. Fig. 15 S. 319). Ich gehe indes nicht näher auf diese Verhältnisse und auch nicht darauf ein, daß zuweilen, wie in Fig. 15, die bei Beginn des des 6 : 6 stündigen Beleuchtungswechsels registrierte Amplitude

etwas kleiner ausfiel als die folgenden. Denn ich vermag zur Zeit nicht zu entscheiden, ob dieses Verhalten auf eine Akkumulation hindeutet oder dadurch bedingt ist, daß die Bewegung der Glimmerblättchen zuerst nicht so weitgehend ausfiel, weil die Fliederblättchen erst infolge der motorischen Inanspruchnahme, also allmählich, in eine völlig harmonische Bewegung übergingen.

Natürlich kann man einen bemerklichen Bewegungsrhythmus nicht mehr erhalten, wenn man Erhellung und Verdunklung zu schnell, etwa von 5 zu 5 Minuten wechseln läßt. Andererseits muß bei zu ansehnlicher Ausdehnung der Intervalle eine Kurve entstehen, in der die Nachschwingungen bemerklich werden, in der also eine oder einige Oszillationen zwischen denjenigen hauptsächlichen Maxima und Minima hervortreten, die durch die paratonische Wirkung der Verdunklung und Erhellung ausgelöst werden.

Dieser Voraussetzung entspricht auch die in Fig. 18 wiedergegebene Kurve, welche zustande kam, als die bei Dauerbeleuchtung annähernd aperiodisch gewordenen Blättchen abwechselnd 24 Stunden hell und dunkel gehalten wurden. Denn da 24 Stunden nach der Verdunklung bereits die Schließungsbewegung der Blättchen eben begonnen hat (vgl. Fig. 13 S. 313), so wird durch die nun eintretende Erhellung infolge der ausgelösten Öffnungsbewegung ein erneutes Ansteigen der Kurve hervorgerufen. Darauf folgt, analog wie nach dem Übergang in Dauerbeleuchtung (vgl. Fig. 14 S. 315), weiterhin eine gewisse Senkung der Kurve, die zum Teil späterhin eine gewisse Hebung erkennen läßt, bevor nach weiteren 24 Stunden durch Verdunklung die Schließung der Blättchen hervorgerufen wird.

Aus dem Umstande, daß sich die Kurve in ähnlicher Weise wiederholt, ist zu entnehmen, daß der 24 : 24 stündige Beleuchtungsrhythmus keine Nachschwingungen erzielt, die in auffälliger Weise eingreifen. Übrigens wird der Verlauf der Kurve je nach dem Alter der Blättchen (vgl. S. 310), der Art der Beleuchtung usw., etwas verschieden ausfallen. In den der Fig. 18 zu Grunde liegenden Versuchen wurde, um eine starke paratonische Wirkung zu erhalten, Quecksilberlicht angewandt. Jedoch ergab ein Versuch mit Tantallicht (mit zwei Objekten) für den 24 : 24 stündigen Beleuchtungswechsel eine in den Hauptzügen ähnliche Kurve.

Wie früher (S. 291) gezeigt wurde, kann durch die vollste Konstanz der Zimmertemperatur nicht verhindert werden, daß sich mit dem Beleuchtungswechsel die Temperatur des Pflanzenkörpers etwas ändert. Da diese Temperaturschwankung aber bei Verwendung von zusammen zwei Tantallampen, und ebenso bei Verwendung von Quecksilberlicht, einen geringen Wert erreicht, so kann kein Zweifel bestehen, daß die in unseren Versuchen erzielten Reaktionen allein oder fast allein durch den Lichtwechsel hervorgerufen wurden. Dem entsprechend wurde bei einem 12 : 12 stündigen Beleuchtungswechsel die von den Blättchen der Albizzia lophantha geschriebene Kurve nicht merklich beeinflußt, als ich in einem Versuch mit Tantallicht dafür sorgte, daß bei der allmählichen Verdunklung gleichzeitig die Zimmertemperatur um ca. $1^1/_2{}^0$ C stieg, bei dem allmählichen Erhellen aber um ca. $1^1/_2{}^0$ C fiel (vgl. S. 291 und § 8).

Inwieweit nach Elimination der Tagesperiode, bei Konstanz der Beleuchtung, durch Temperaturwechsel Bewegungen verursacht werden, habe ich

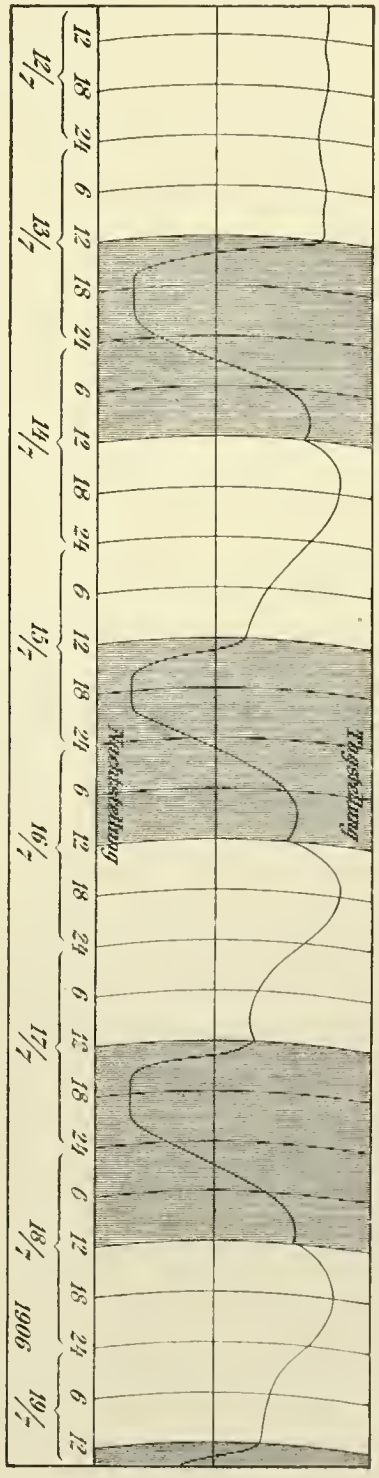


Fig. 18.

Versuche mit 24 : 24stündigem Beleuchtungswechsel in Quecksilberlicht (S. 293) mit einem jüngeren Blatte von Albizzia lophantha. Zweifach vergrößernder Schreibhebel von 100 : 200 mm. Temp. 19,7—20,2 C. $^2/_3$ der natürl. Größe.

bei den Blättchen von Albizzia gar nicht, und bei Phaseolus nur in einigen Versuchen verfolgt (vgl. § 8). Nach Jost[1]) soll aber bei Albizzia lophantha und Mimosa pudica eine ansehnliche, allmähliche Temperatursteigerung, analog wie das Erhellen, eine gewisse Öffnungsbewegung, ein ansehnlicher Temperaturabfall, analog wie Verdunklung, eine gewisse Schließungsbewegung der Blättchen hervorrufen, während eine plötzliche Temperaturerhöhung, besonders bei Mimosa, eine transitorische Schließungsbewegung veranlassen soll. Die endgültige Entscheidung dieser Fragen wird aber erst durch Versuche möglich sein, die bei Konstanz der Beleuchtung ausgeführt werden. (Über die auch von Jost untersuchten Blätter von Phaseolus vgl. § 8).

Durch unsere Versuche werden die Tagesbewegungen, somit auch die Nachschwingungen dieser, in so klarer und unzweideutiger Weise als aitionastische Reaktionserfolge gekennzeichnet, daß es unnötig war, zu verfolgen, wie sich Pflanzen verhalten, die vom Keimungsbeginn ab in Dauerbeleuchtung[2]) oder in einem abgekürzten Beleuchtungsrhythmus gehalten wurden. Übrigens zeigten die Blättchen, welche bei einem 4 Wochen dauernden Versuche entwickelt waren, soweit es ohne Registrierung verfolgt wurde, dasselbe Verhalten wie die zuvor am Tageslicht entwickelten Blättchen.

Auch die Resultate, welche Semon[3]) in Versuchen erhielt, bei denen Albizzia lophantha in der durch eine 10kerzige elektrische Glühlampe (Kohlenfadenlampe) gelieferten Beleuchtung erzogen wurde, sprechen nicht dagegen, daß die Schlafbewegungen aitionastische Reaktionserfolge sind. Denn auch Semon fand, daß die Blättchenbewegungen bei konstanter Beleuchtung allmählich ab-

---

1) Jost, Jahrb. f. wiss. Botanik 1898, Bd. 31, S. 310, 389. — Über den Einfluß extremer Temperaturen auf die Blättchen siehe N. Kosanin, Über d. Einfluß von Temperatur u. Ätherdampf auf die Lage von Laubblättern, Leipziger Dissertation 1905, S. 10.

2) Über solche Versuche mit Phaseolus vgl. § 8.

3) Semon, Biolog. Centralblatt 1905, Bd. 25, S. 243. Ich gehe nur auf die unter Benutzung einer 10kerzigen Lampe angestellten Versuche mit Albizzia lophantha ein, berücksichtige also nicht die von Semon nur als Vorversuche angesehenen Experimente, bei welchen, außer Albizzia, auch Mimosa pudica mit elektrischem Glühlicht von 25 Kerzenstärke beleuchtet wurde.

nehmen und (wie dieses S. 248 für den zum Teil in der Kurve IV dargestellten Versuch bemerkt ist) endlich aufhören. Dieses Aufhören wird aber von Semon (l. c., S. 249) als der Ausdruck eines pathologischen Zustands angesehen, obgleich bei erneutem Beleuchtungswechsel die üblichen periodischen Bewegungen hervorgerufen wurden. Die gleiche Deutung läßt Semon auch meinen, in den „Periodischen Bewegungen 1875" publizierten Versuchen angedeihen, obgleich ich zeigte, daß die im Dauerlicht aperiodisch gewordenen Blättchen von Albizzia im hohen Grade reaktionsfähig waren und nach dem Übertragen in das Dunkle eine photonastische Reaktion, sowie gewisse Nachschwingungen ausführten. Aus meinen neuen Untersuchungen ergibt sich außerdem noch in präziserer Form, daß die durch einen 12 : 12stündigen Beleuchtungswechsel erzeugten Bewegungen in allen Hauptzügen mit den normalen Schlafbewegungen übereinstimmen und in analoger Weise wie diese Nachschwingungen vollführen, wenn die Pflanze in das Dunkle oder in Dauerbeleuchtung gebracht wird.

Demgemäß kann kein Zweifel darüber bestehen, das tatsächlich die Schlafbewegungen paratonische Reaktionserfolge sind und eben deshalb in konstanter Beleuchtung ausklingen und aufhören. Semon müßte übrigens konsequenterweise fordern, daß die Pflanzen nicht nur in künstlicher, sondern auch in natürlicher Dauerbeleuchtung jedesmal krank und deshalb aperiodisch, bei Rückkehr des Beleuchtungswechsels aber jedesmal wieder gesund und bewegungstätig werden. Denn wie Schübeler[1]) mitteilt, blieben die Blättchen der in Alten (Norwegen) kultivierten Exemplare von Albizzia lophantha und Mimosa pudica plan ausgebreitet, während die Sonne dauernd über dem Horizont stand, nahmen aber mit der Wiederkehr des täglichen Beleuchtungswechsels wieder die üblichen Schlafbewegungen auf.

Die Ansicht Semons, nach der die Tagesbewegungen keine photonastischen Reizerfolge sein sollen, steht also in direktem Widerspruch mit den empirischen Erfahrungen und ist tatsächlich

1) Schübeler, Die Pflanzenwelt Norwegens 1873, S. 88; Der Naturforscher 1880, Jahrg. 13, S. 183. Siehe auch Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, S. 36. Auch diese Pflanzen waren während der Mitternachtsonne im vollsten Maße paratonisch empfindlich. Da aber während der Mitternachtsonne täglich eine gewisse Beleuchtungsschwankung eintritt, so ist anzunehmen, daß die Schlafbewegungen nur sehr weitgehend reduziert, aber nicht gänzlich aufgehoben waren

von ihrem Autor ohne eine eigentliche Begründung hingeworfen worden. Denn die einfache Vermutung, es könnte wohl die Befähigung zu den Schlafbewegungen früher und leichter sistiert werden, als die paratonische Reaktionsfähigkeit, hat gegenüber den mitgeteilten Tatsachen keine Bedeutung. Zudem ist bekannt und leicht zu beobachten, daß gerade die Schlafbewegungen unter ungünstigen Verhältnissen sehr lange und oft noch von den Blättern fortgesetzt werden, die in ausgesprochener Weise kränkeln.[1])

Wenn aber wirklich, wie es Semon[2]) angibt, die Blättchen von Albizzia bei einem 6 : 6stündigen Beleuchtungsturnus eine, nur durch die paratonischen Wirkungen etwas modifizierte tagesrhythmische Bewegung ausführen sollten, so würde das, wie wir noch sehen werden, durchaus noch kein Beweis gegen die aitionastische Entstehung der Tagesperiode sein. Tatsächlich widersprechen aber die zahlreichen Versuche, die ich mit den Blättchen von Albizzia anstellte, den Angaben Semons. Denn in allen Fällen wurde bei einem 6 : 6stündigen (ebenso bei 3 : 3stündigen usw.) Beleuchtungswechsel, wie schon hervorgehoben ist, eine Kurve erhalten, die zeigt, daß die Blättchenbewegung ganz und gar durch die Reizwirkung des Beleuchtungsturnus bestimmt und beherrscht wird.

Da aber bei der Exaktheit der Registrierung eine jede andersartige Bewegungstendenz bemerklich werden muß, so war von vornherein zu erwarten, daß auch bei Abschwächung der Beleuchtung eine tagesperiodische Bestrebung nicht hervortritt. Dem entsprach auch das Resultat, das ich erhielt, als ich in der auf S. 299 angegebenen Weise die Lichtentwicklung der beiden Tantallampen auf ungefähr die Hälfte herabsetzte. Demgemäß können die abweichenden Erfolge Semons nicht dadurch bedingt sein, daß dieser eine 10kerzige Kohlenfadenlampe, ich aber zwei Tantallampen von je 25 Kerzen verwandte.

Ferner ist nicht an individuelle Differenzen zu denken, da ich dasselbe Resultat mit verschiedenen Rassen von Albizzia, sowie auch mit den Blättchen von Mimosa Speggazzinii erhielt. Eher

---

1) Über die Ausschaltung von Partialfunktionen durch die obwaltenden Bedingungen siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. 2, S. 531.

2) Semon, Biolog. Centralbl. 1905, Bd. 25, S. 246. Aus den Kurven ist zu ersehen, daß diese auf Grund von Ablesungen konstruiert wurden, die zumeist in etwa 6stündigen Intervallen angestellt waren.

könnte man daran denken, daß die Erfolge bei den Versuchen Semons durch Temperaturschwankungen verursacht wurden. Denn da diese in dem Brutschränkchen beim Erhellen und Verdunkeln 4—5° C betrugen[1]), so war die Temperaturänderung des Pflanzenkörpers noch ansehnlicher, weil derselbe direkt, d. h. ohne daß die Strahlen eine Wasserschicht passierten, bestrahlt wurde (vgl. S. 302). Ich unterlasse aber eine nähere Diskussion, da auf Grund der vorliegenden Unterlagen doch keine bestimmte Entscheidung getroffen werden kann. Auch sei nur beiläufig darauf hingewiesen, daß der in Kurve V (l. c. S. 247) dargestellte, auf einen 24 : 24stündigen Beleuchtungswechsel bezügliche Versuch Semons wenigstens insofern unseren Resultaten (Fig. 18) nicht widerspricht, als in bezug auf die Hauptmaxima ein 24 : 24stündiger Bewegungsrhythmus herausgelesen werden kann.

Die Schlafbewegungen sind also typische aitiogene Reizreaktionen, die ohne den Wechsel der veranlassenden Außenbedingungen weder bei einem gegebenen Individuum, noch bei dessen Nachkommen in Erscheinung treten. Sie werden also nicht wie die autonomen Bewegungen[2]), durch eine erblich überkommene rhythmische Tätigkeit veranlaßt und reguliert, die auch bei voller Konstanz der Außenbedingungen in Aktion tritt, sobald die zureichenden Entwicklungs- und Lebensbedingungen geboten sind. Die Fähigkeit, auf Lichtwechsel, überhaupt auf irgend einen Außenreiz zu reagieren, setzt aber eine erblich überkommene Eigenschaft voraus, von deren Existenz wir eben durch das reaktionelle Verhalten des Organismus Kenntnis erhalten.

Wie im näheren Semon die Sache ansieht, ist mir nicht ganz klar geworden. In der ersten Publikation[3]) geht seine Auffassung augenscheinlich dahin, daß ein Lichtwechsel (oder irgend ein Außenreiz) zur Aktivierung der Schlafbewegungen nötig ist, die dann, auch bei Konstanz der Außenbedingungen (also analog wie autonome Bewegungen), und zwar in tagesrhythmischer Wiederholung fortdauern sollen. Die durch die Eigenschaften des Organismus bedingte Einhaltung des Tagesrhythmus ist auch in der späteren Arbeit angenommen, in der aber offenbar voraus-

1) Semon, l. c. p. 243.

2) Über autonome Bewegungen usw. vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. II; S. 388, 161 und diese Arbeit § 21.

3) Semon, Die Mneme 1904, S. 95.

gesetzt wird, daß zur dauernden Unterhaltung der Tagesbewegungen die zeitweise Reizwirkung durch Beleuchtungswechsel nötig ist.[1])

Mit der Tatsache, daß die Schlafbewegungen bei Konstanz der Beleuchtung und der übrigen Außenbedingungen zum Stillstand kommen, ist die zuerst genannte Auffassung als irrig gekennzeichnet, nach der, um ein Bild zu gebrauchen, die aktivierten Blätter sich etwa verhalten würden wie eine Uhr, die zwar eines Anstoßes bedarf, um in Gang zu kommen, die dann aber in dem ihr zukommenden Rhythmus fortarbeitet, so lange die nötige Betriebsenergie geboten ist und geschaffen wird.

Die zweite Ansicht stimmt aber in dem Hauptpunkt mit der von mir vertretenen Auffassung überein, die allerdings Semon als einen Irrtum hinzustellen sucht. Denn in prinzipieller Hinsicht kommt es doch in erster Linie darauf an, daß die Bewegungstätigkeit durch rhythmische Wiederholung von Außenreizen verursacht und unterhalten wird, und erst in zweiter Linie kommt in Betracht, welcher Art die Außenreize sind und inwieweit die Eigenschaften des Objektes in bezug auf Zeitmaß, Amplitude usw. der Reaktionen einen sehr engen oder einen ansehnlichen Spielraum gestatten. Jedenfalls ist aber eine Bewegungstätigkeit, die ohne einen bestimmten Außenreiz unterbleibt, kein erblicher (autogener), schon durch die Entwicklungs- und Lebenstätigkeit (bei Konstanz der Außenbedingungen) erzielter und regulierter Vorgang. Es wird doch auch Niemandem einfallen, zu behaupten, daß die Bewegungstätigkeit bei einem Pendel erblich ist, obgleich dieses nach einem Anstoß sogar in einem fest bestimmten Rhythmus schwingt, und obgleich es nach dem Loslassen sogleich in dieses Schwingungstempo übergeht, wenn es auch zuvor gewaltsam in einem anderen Zeitmaß hin und her bewegt wurde.

Daß aber vermöge der erblich überkommenen Eigenschaften des Organismus (und je nach den übrigen Bedingungen) der Verlauf und die zeitliche Dauer einer jeden physiologischen Reaktion in spezifisch verschiedene Grenzwerte eingeschlossen sind, ist so selbstverständlich, daß es nicht besonders hervorgehoben zu werden braucht. Die realen Werte müssen natürlich von Fall zu Fall empirisch ermittelt werden. Diese Ermittelung ergab u. a. für

1) Semon, Biolog. Centralblatt 1905, Bd. 25, S. 241.

die Blättchen von Albizzia lophantha[1]), daß das Zeitmaß für einen durch einen Beleuchtungswechsel ausgelösten Hin- und Hergang mit der Intensität des Lichtreizes und mit den übrigen Außenbedingungen in ziemlich weiten Grenzen schwankt, und daß speziell auch die Nachschwingungen der Schlafbewegungen nicht genau den Tagesrhythmus einhalten. Diese früher (1875) erhaltenen Resultate fand ich bei meinen erneuten Untersuchungen bestätigt, bei denen sich außerdem ergab, daß durch einen kürzeren (sowie bis zu einem gewissen Grade durch einen längeren) Beleuchtungsrhythmus auch ein entsprechender Bewegungsrhythmus erzielt werden kann. Es tut aber, wie schon erwähnt, nichts zur Sache, daß andere Objekte nur einen begrenzteren Spielraum gewähren, wie z. B. die Blätter von Phaseolus, bei denen in ausgesprochener Weise die Tendenz besteht, bei den Nachschwingungen in einen 12 : 12stündigen Rhythmus überzugehen. (Vgl. § 8.)

Die hier angedeuteten und die sich anschließenden Beziehungen hat Semon nicht mit genügender Klarheit auseinandergehalten. So ist es gekommen, daß er eigentlich nur für die Existenz einer erblichen Disposition plaidiert, die einen fest bestimmten Schwingungsrhythmus bedingt und doch von Erblichkeit der Bewegungstätigkeit redet. Ebenso ist es, wie schon dargetan wurde, ein Irrtum, wenn Semon auf Grund der angenommenen Existenz einer durch die Eigenschaften des Objekts bestimmten Rhythmik folgert, daß die Schlafbewegungen keine aitionastischen Reaktionen sein können. Daß bei diesen aber wiederum die Nachschwingungen nicht mit dem Zeitmaß der direkten Reaktionserfolge übereinstimmen müssen, wie es Semon zu fordern scheint, ist bereits betont worden.

Wie bei allen physiologischen Studien, müssen wir auch bei dem Studium der Tagesbewegungen die erblich überkommenen Eigenschaften (reaktionellen Befähigungen) zunächst als gegeben hinnehmen, und es ist eine andere Frage, wie diese Eigenschaften bei der Entstehung und Umbildung der Art gewonnen wurden. Auf diese Frage, die bei Semon speziell mit Rücksicht auf das Erblichwerden erworbener Eigenschaften (reaktioneller Vorgänge) gerade in dem Vordergrund steht, haben wir hier nicht einzu-

1) Es ist dieses die einzige Pflanze, mit der Semon eingehende Versuche anstellte.

gehen. Aus unseren Erfahrungen geht aber mit Sicherheit hervor, daß die in den Schlafbewegungen uns entgegentretende Bewegungstätigkeit nicht erblich geworden ist, obgleich dieselbe durch unzählige Generationen in demselben Rhythmus ausgeführt wurde.[1]) Inwieweit etwa durch diese tagesrhythmische Inanspruchnahme die bezügliche Reaktionsfähigkeit ausgebildet und erblich fixiert wurde, ist ein Problem, das mit der Frage nach der Erblichkeit erworbener Eigenschaften zusammenhängt, und das auch durch Semons Diskussionen nicht geklärt ist.

§ 7. Versuche mit den Fiederblättchen von Mimosa Speggazzinii Pirotta.

Von Blättchen, die in analoger Weise schlafen wie die von Albizzia lophantha, habe ich nur noch die Fiederblättchen von Mimosa Speggazzinii zu Registrierversuchen benutzt. Da sich diese in ähnlicher Weise bewegen wie die Blättchen von Mimosa pudica[2]), und somit auch wie die von Albizzia lophantha, so gilt das, was über diese (S. 307) gesagt wurde, auch für unsere Pflanze. Von dieser dienten zu den Versuchen kräftige Exemplare, die 4—8 Fiederblätter entfaltet hatten und die zuvor in derselben Weise behandelt worden waren, wie die Versuchspflanzen von Albizzia lophanta. Auch ist bereits (S. 269) darauf hingewiesen, daß in der Regel 8—10 Blättchenpaare gegen die Glimmerblättchen wirkten.

Sind nun auch die Stoßreizbarkeit der Blättchen, sowie die an diesen befindlichen Haare beim Bandagieren etwas lästig, so ist dieses doch, bei geschickter Ausnutzung der Verhältnisse, schließlich ebenso schnell ausführbar wie bei Albizzia. Gegenüber Mimosa pudica bietet unsere Pflanze den Vorteil, daß sie eine etwas geringere Stoßreizbarkeit besitzt. Eine derartige Reizung

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, S. 42; Pflanzenphysiolog. II. Aufl. Bd. 2, S. 491. — Wenn man Erblichkeit im üblichen Sinne nimmt, so kann man in den sogar bald ausklingenden Nachschwingungen der Tagesperiode nicht, wie es Ch. Darwin (Bewegungsvermögen, Deutsche Übers. 1881, S. 347) zu tun geneigt ist, eine Art von Erblichkeit sehen. — Übrigens schließt sich Darwin meiner Auffassung über die Entstehung der Schlafbewegungen an, übersieht aber offenbar, daß ich dieselben stets in sehr bestimmter Weise nur als Auslösungsprozesse und niemals als direkte Lichtwirkungen angesprochen habe.

2) Über den näheren Verlauf der Schlafbewegungen der Blättchen von Mimosa pudica siehe Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, S. 321.

ist mir in der Tat, auch bei schnellstem Lichtwechsel, in meinen Versuchen nie vorgekommen, die bei 17—20° C. ausgeführt wurden. Dieses ist aber eine günstige Temperatur für die Schlafbewegungen unserer Pflanze, die noch bei 10° C. vor sich gehen.

Wie schon früher (S. 301) bemerkt wurde, hält sich Mimosa Speggazzinii bei der von uns angewandten Beleuchtung zwar nicht ganz so gut wie Albizzia lophantha, doch blieben die Blättchen unserer Pflanze während 3 oder 4 Wochen anscheinend ganz normal, wenn sie, wie Albizzia, mit zusammen 2 oder auch mit 4 Tantallampen beleuchtet wurden.[1]) Es empfiehlt sich aber, nicht zu junge Blätter zu benutzen, da sich diese in dauernder Finsternis vielleicht garnicht und bei Dauerbeleuchtung gewöhnlich nicht bis zur planen Ausbreitung öffnen.[2]) Das war auch noch bei dem nicht besonders jungen Blatte der Fall, von dem die in Fig. 20 dargestellte Kurve geschrieben wurde. Diese zeigt zugleich, daß die Blätter infolge der Verdunklung längere Zeit aneinandergepreßt blieben, und daß es demgemäß nach der Erhellung eine gewisse Zeit dauerte, bevor die rückgängige Bewegung soweit vorgeschritten war, daß das Auseinanderweichen der Blättchen begann. Dabei waren die Blättchen im Dunkeln (vom 4. 10. ab) zwar nur wenig, aber doch so weit geöffnet, daß es bei den Nachschwingungen nicht zu dauernder Aneinanderpressung kam.

Obgleich ich nur eine kleine Zahl von Registrierversuchen anstellte, so reichen diese doch aus, um darzutun, daß sich die Blättchen von Mimosa Speggazzinii in der Hauptsache wie die von Albizzia lophantha verhalten, daß also auch ihre Schlafbewegungen aitionastische (zunächst photonastische) Reaktionserfolge sind. Denn, wie aus den Fig. 19 und 20 zu ersehen ist, ruft auch bei den Blättchen von Mimosa Speggazzinii ein 6 : 6stündiger Beleuchtungsrhythmus einen entsprechenden Bewegungsrhythmus hervor, der, ebenso wie bei den Blättchen von Albizzia, auch dann sehr bald in reiner Form eintritt, wenn die Pflanze aus dem Tageswechsel in den abgekürzten Beleuchtungswechsel kommt. Obgleich dieser in beiden Versuchen erst am

1) Über die Blattstiele von Mimosa Speggazzinii vgl. 378.

2) Ähnlich verhalten sich die Blättchen von Mimosa pudica. Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 49; Jost, Botan. Zeitung 1897, S. 29. — Über die Blättchen von Albizzia lophantha siehe S. 310.

Tage zuvor begonnen hatte, ist doch in den Kurven nichts von einem angestrebten Tagesrhythmus wahrzunehmen.

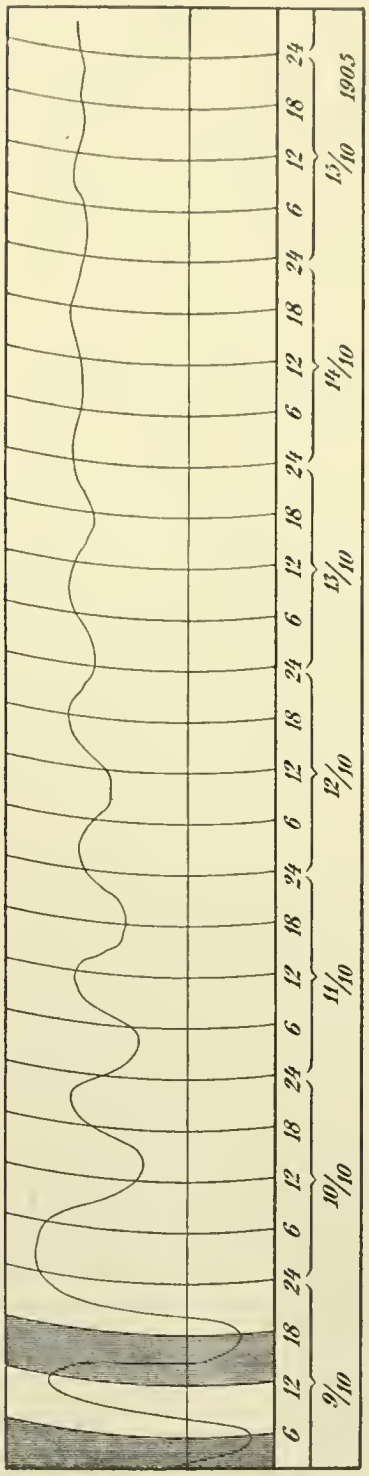


Fig. 19.

Zwei, auf demselben Stativ montierte Pflanzen (Fig. 1, S. 265) von Mimosa Speggazzinii, die bis dahin im Südhäuschen normale Schlafbewegungen ausgeführt hatten, kamen um 12 Mittags am 8. 10. 1905 ins Dunkle, wurden dann um 6 Abends in das Licht zweier Tantallampen gebracht und überhaupt von da ab in einem 6 : 6 stündigen Turnus erhellt und verdunkelt. Die mitgeteilte Kurve wurde von einem mittelalten Blatt geschrieben. Die Glimmerblättchen waren 25 mm lang und 15 mm breit (vgl. S. 268). Der zweifach vergrößernde Schreibhebel maß 80 : 160 mm. Temperatur 17,2—17,7° C. $^2/_3$ der natürl. Größe.

Übrigens kann bei den Blättchen von Mimosa Speggazzinii z. B. auch ein 3 : 3 stündiger Bewegungsrhythmus erzielt werden. Ferner reagieren die am Tageslicht befindlichen Blättchen ebenso gut auf Verdunklung wie die Blättchen von Albizzia lophantha.[1])

Die Kurve Fig. 19 zeigt ferner, daß bei kontinuierlicher Beleuchtung die Nachschwingungen allmählich ausklingen und am 15. 10. so gut wie verschwunden sind. Dabei waren die Blättchen vollkommen reaktionsfähig, so daß sie sogleich die normalen Schlafbewegungen aufnahmen, als sie am 16. 10 um 6 Morgens verdunkelt und von da

1) Über den Einfluß von Temperaturschwankungen auf die Blättchen von Mimosa pudica, die sich wohl ähnlich verhalten dürften wie die von M. Speggazzinii, siehe S. 330.

ab einem 12 : 12 stündigen Beleuchtungsrhythmus unterworfen wurden. Ein solches Ausklingen der Nachschwingungen würde jedenfalls auch die Kurve Fig. 20 zeigen, wenn der Versuch länger fortgesetzt worden wäre. Denn tatsächlich wurde dieses Ausklingen in einem anderen Versuch beobachtet, bei welchem die Pflanze (in der S. 304 angegebenen Weise) Abends ins Dunkle gebracht und in konstanter Finsternis gehalten worden war. Ob etwa die autonome Bewegungstätigkeit der Blättchen von Mimosa etwas ansehnlicher ist als bei Albizzia (S. 317), muß ich dahin gestellt lassen.

Im näheren weichen die Nachschwingungen der Blättchen von Mimosa Speggazzinii von denen der Blättchen von Albizzia (S. 320) darin ab, daß nach der Kurve Fig. 20 im Dunkeln annähernd ein 12 : 12-stündiger Rhythmus eingehalten wird, obgleich die Blättchen zuvor einen 6 : 6 stündigen Bewegungsturnus ausgeführt hatten. Bei dem Nachschwingen im Dauerlicht (Fig. 19) wird dagegen nur eine Zeit von ungefähr 15 Stunden für einen Hin- und Hergang der Blättchen gebraucht, die sich zuvor kürzere Zeit in einem 6 : 6 stündigen Rhythmus bewegt hatten. Obgleich in beiden Fällen das

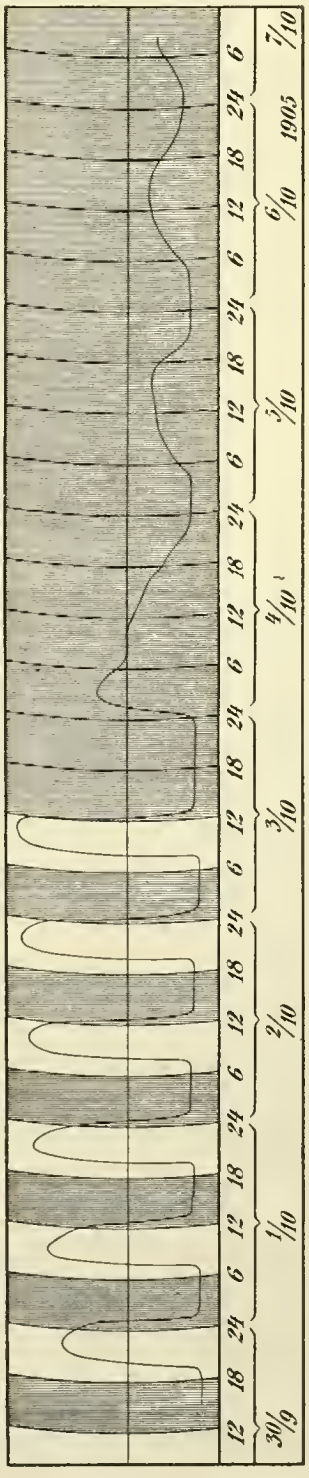


Fig. 20.

Die auf demselben Stativ befindlichen zwei Pflanzen von Mimosa Speggazzinii kamen am 29. 9. 1905 12 Mittags ins Dunkle und wurden von da ab einem 6 : 6 stündigen Beleuchtungswechsel unterworfen. Die Kurve Fig. 20 gibt die Bewegungen eines jüngeren Blattes wieder. Maße der Glimmerblättchen und des Schreibhebels wie im vorigen Versuch. Temp. 18,4—18,7° C. $^2/_3$ der natürl. Größe.

gleichzeitig denselben Bedingungen unterworfene andere Individuum eine ähnliche Kurve schrieb, läßt sich nach diesen wenigen Versuchen nicht beurteilen, ob ähnliche Resultate und Differenzen in allen Fällen eintreten. Vor allem ist zu bedenken, daß sich die Kurven Fig. 19 und 20 auf Objekte beziehen, die zuvor und zwar ungleich lange, einem 6 : 6stündigen Beleuchtungswechsel unterworfen waren. Allerdings wurde in dem einzigen, schon erwähnten Versuch, in welchem die Pflanze aus dem Tageswechsel in konstante Finsternis kam, ebenfalls eine Kurve erhalten, die annähernd einen 12 : 12stündigen Bewegungsrhythmus erkennen ließ.

Es kann aber kaum zweifelhaft sein, daß sich die Blättchen von Mimosa pudica ähnlich verhalten wie die von Mimosa Speggazzinii. Erwähnt wurde schon (S. 331), daß während der Mitternachtssonne auch die Blättchen von Mimosa pudica plan ausgebreitet blieben. Ferner fand Bert[1]), daß die Blättchenbewegungen dieser Pflanze, bei einer nicht einmal besonders konstanten, künstlichen Beleuchtung (vgl. S. 302) fast aufhörten, durch Beleuchtungswechsel aber wieder erweckt wurden. Gerade bei den Blättchen von Mimosa pudica wurde von Duhamel, de Candolle, Sachs usw. die Fortdauer der Bewegung im Dunkeln verfolgt.[2]) Jedoch ist schon hervorgehoben, daß auf diese Beobachtungen nicht viel Wert zu legen ist, weil nicht für genügende Konstanz der Temperatur gesorgt war, Temperaturschwankungen aber, wie besonders Jost zeigte, eine gewisse Bewegungstätigkeit verursachen können (vgl. S. 329).

Fernerhin (§ 17) wird auch noch darauf hingewiesen werden, daß in ähnlicher Weise wie bei Albizzia und Mimosa Speggazzinii die Schlafbewegungen wahrscheinlich auch bei den Blättchen anderer Mimoseen und überhaupt bei solchen Blättern zustande kommen dürften, die auf eine Verdunklung schnell und stark reagieren.

§ 8. Versuche mit den Blättern von Phaseolus.

Bei den zahlreichen Registrierversuchen wurden die Primärblätter von Phaseolus benutzt, die bekanntlich am Tage horizontal

1) P. Bert, Recherch. s. l. mouvements d. l. sensitive 2e memoire, 1870, S. 53.

2) Vgl. die Literatur bei Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, S. 53, sowie auch die Zitate in dieser Arbeit, S. 259, 301, 329.

stehen und sich am Abend abwärts bis zur Anpressung an den Stengel bewegen (vgl. Fig. 2, S. 267). Diese Blätter wurden in der S. 270 angegebenen Weise (vgl. Fig. 2) bandagiert, also derart, daß der Blattstiel fixiert war und die Blattfläche nur durch das Laminargelenk bewegt wurde. Dieses war bei den kräftigsten Exemplaren der zumeist benutzten Rasse etwa 5 mm lang und 3 mm dick, besaß aber bei minder kräftigen Individuen und Rassen etwas geringere Dimensionen.

Da sich das ganze Gelenk einkrümmt, so ist seine Länge[1]) bei der Abschätzung der wirksamen Hebellänge in Anschlag zu bringen. Diese stellt sich somit auf ca. 20—28 mm, wenn der Verbindungsfaden *f* Fig. 1 und 2 (S. 265 und 267) 15—23 mm von dem Gelenk entfernt, an der Mittelrippe des Blattes, befestigt ist. Für den Ausschlag des Schreibhebels (*ab* Fig. 1, S. 265) ist es aber von Bedeutung, daß der Verbindungsfaden durch die über dem Gelenk angebrachte Glaskapillare (*t* Fig. 2, S. 267) während der Nachtstellung von dem Gelenk entfernt gehalten wird, und daß deshalb ein ansehnlicher Ausschlag auch dann noch eintritt, wenn sich das Blatt der Vertikalen nähert oder über diese hinausgeht. Dieses, sowie der Umstand, daß sich das Blatt beim Übergang in die Tagstellung öfters erheblich über die Horizontallage hinausbewegt, bringen es mit sich, daß bei Anwendung eines zweifach vergrößernden Schreibhebels (der in allen Fällen benutzt wurde wo nichts anderes bemerkt ist) in den geschriebenen Kurven Ausschläge vorkommen, die 70 mm erreichen oder auch ein wenig übersteigen.

Bei der näheren Beurteilung der Kurven ist aber zu bedenken, daß, trotz der Glaskapillare, mit der Senkung des Blattes mehr oder minder der Ausschlag abnimmt, der für dieselbe Winkelbewegung des Blattes registriert wird (S. 278). Es werden deshalb z. B. in den Kurven die autonomen Bewegungen, soweit sie das Blatt nur in mäßiger Weise aus der Horizontallage führen, im Vergleich zu der ganzen Amplitude der Schlafbewegungen, zumeist ansehnlicher erscheinen, als sie es in bezug auf die Winkelbewegung sind.

Abgesehen von einigen Fällen, wurde stets mit Tantallampen beleuchtet und zwar mit je zwei Lampen hinter einer jeden der

1) Wir lassen hier die durch die Krümmung bedingte Reduktion außer Acht.

beiden Küvetten (Fig. 8, S. 289). Auch sei ein für allemal gesagt, daß, ebenso wie bei den Versuchen mit anderen Pflanzen, die Temperaturschwankungen der Zimmerluft während eines Tages wohl nie 0,5° C erreichten, und daß bei den Einzelversuchen deshalb in der Regel nur die Extreme angegeben sind, innerhalb derer sich die Zimmertemperatur während der ganzen Versuchszeit bewegte (vgl. S. 290).

Die Versuchspflanzen wurden im Sommer im Nordhäuschen, im Frühjahr und Herbst im Südhäuschen des Instituts erzogen, wo sie während der Entwicklung auf einem um die vertikale Achse sich drehenden Tisch standen. Doch kamen auch Pflanzen von Phaseolus vitellinus zur Verwendung, die sich von der Keimung ab in konstanter Dauerbeleuchtung befunden hatten. In allen Fällen dienten zum Registrieren nur Blätter, die nahezu ausgewachsen waren, so daß während der Versuchszeit Blattstiel und Lamina nur noch eine geringe, nicht wesentlich in Betracht kommende Verlängerung erfuhren (S. 284). Der oberhalb der Primärblätter befindliche Sproß, sowie nötigenfalls auch die während der Versuchszeit entwickelten Sprosse, wurden entfernt, um eine Verwicklung mit dem Verbindungsfaden *f* (Fig. 1, S. 265) zu verhüten. Ein solches Wegschneiden, ja sogar ein Abschneiden der Blattspitze übt, wie Kontrollversuche zeigten, keinen Einfluß aus, der in der registrierten Kurve bemerklich wird. Übrigens ließ ich in einigen Fällen den Sproß stehen und sich derart um einen Stab winden, daß er mit dem Verbindungsfaden nicht in Berührung kam. Hervorgehoben sei noch, daß sich in dem Tantallicht sowohl die am Tageslicht, als auch die bei künstlicher Beleuchtung erwachsenen Pflanzen ausgezeichnet erhielten (S. 301).

So weit nichts anderes bemerkt ist, arbeitete ich mit Phaseolus vulgaris vitellinus Haberle[1]), einer kleineren Stangenbohne, deren Primärblätter stets ausgezeichnet schlafen, unter welcher Bedingung auch die Pflanze erwachsen sein mag. Nebenbei benutzte ich zu Versuchen im Tageslicht eine als Tausend für

1) G. v. Martens, Die Gartenbohnen 1860, S. 30 u. Taf. III, Fig. 13; Harz, Landwirtschaftl. Samenkunde 1885, S. 702. Nach einer freundlichen Mitteilung von Haage und Schmidt in Erfurt kommt diese Rasse jetzt nicht mehr im Handel vor. Übrigens gibt es nach einigen orientierenden Versuchen augenscheinlich viele Sorten von Phaseolus vulgaris, die sich ebenso gut zu unseren Versuchen geeignet haben würden. Der Einfachheit halber werde ich kurz unsere Versuchspflanzen als Phaseolus vitellinus und Phaseolus Tausend für eine bezeichnen.

eine bezogene Rasse von Phaseolus vulgaris, sowie Phaseolus helvolus L., die beide den Vorteil haben, kleine Primärblätter zu besitzen. Da diese aber bei Fortfall der orientierenden Oberbeleuchtung sich nur bis zu einer stark abwärts geneigten Lage erheben, so sind sie für Experimente im Tantallicht nicht zu empfehlen, in dem die Primärblätter von Phaseolus vitellinus, übrigens auch die von verschiedenen anderen Rassen von Phaseolus vulgaris annähernd eine horizontale Gleichgewichtslage annehmen. In nur wenigen Versuchen kamen auch die Primärblätter von Phaseolus multiflorus zur Anwendung, die, wenigstens das von mir benutzte Material, nur in einem mäßigen und individuell verschiedenen Grade Schlafbewegungen zeigten. Vigna Catjang Walp. aber hatte die unangenehme Eigenschaft, daß die Primärblätter ansehnliche Seitenbewegungen ausführten.

Zur Orientierung sei nochmals bemerkt (vgl. S. 306), daß die Blätter von Phaseolus auf den Übergang aus dem Dunkeln in das Helle zwar mit einer sehr ansehnlichen Senkungsbewegung antworten, daß diese aber erst nach vielen Stunden, also nach längerer Latenzzeit einsetzt, um sich dann ziemlich schnell abzuspielen. So kommt es, daß die Erhellung am Morgen die abendliche Schlafbewegung verursacht, die demgemäß auch dann eintritt, wenn die Pflanze fernerhin in kontinuierlicher Beleuchtung bleibt. Auch in dieser kehren die Blätter mit der Zeit in die Tagstellung zurück, da es sich um eine Reaktion handelt, die nur eine transitorische Ablenkung hervorruft. Deshalb nehmen die Blätter auch dann die Tagstellung an, wenn sie Abends verdunkelt werden und fernerhin im Dunkeln bleiben, obgleich die Verdunklung vielleicht gar keine, oder doch nur eine geringe Hebungsbewegung veranlaßt. Natürlich ist aber ein gewisser Aufenthalt im Dunkeln notwendig, um den Zustand herzustellen, in dem das Erhellen eine photonastische Bewegungsreaktion auslöst.

Dieser Ursprung läßt sich selbstverständlich nicht direkt der realisierten Tagesbewegung ansehen, deren Verlauf aus der in Fig. 21 dargestellten Kurve (rechte Seite von 8. 7. Nachts ab) zu ersehen ist, die zwar (in dem Nordhäuschen) von dem Primärblatt eines Exemplars von Phaseolus Tausend für Eine geschrieben wurde, die aber in den Hauptzügen auch dem Bewegungsgang des Primärblattes von Phaseolus vitellinus entspricht. Wie man sieht begeben sich die Blätter am Abend schnell in die Nacht-

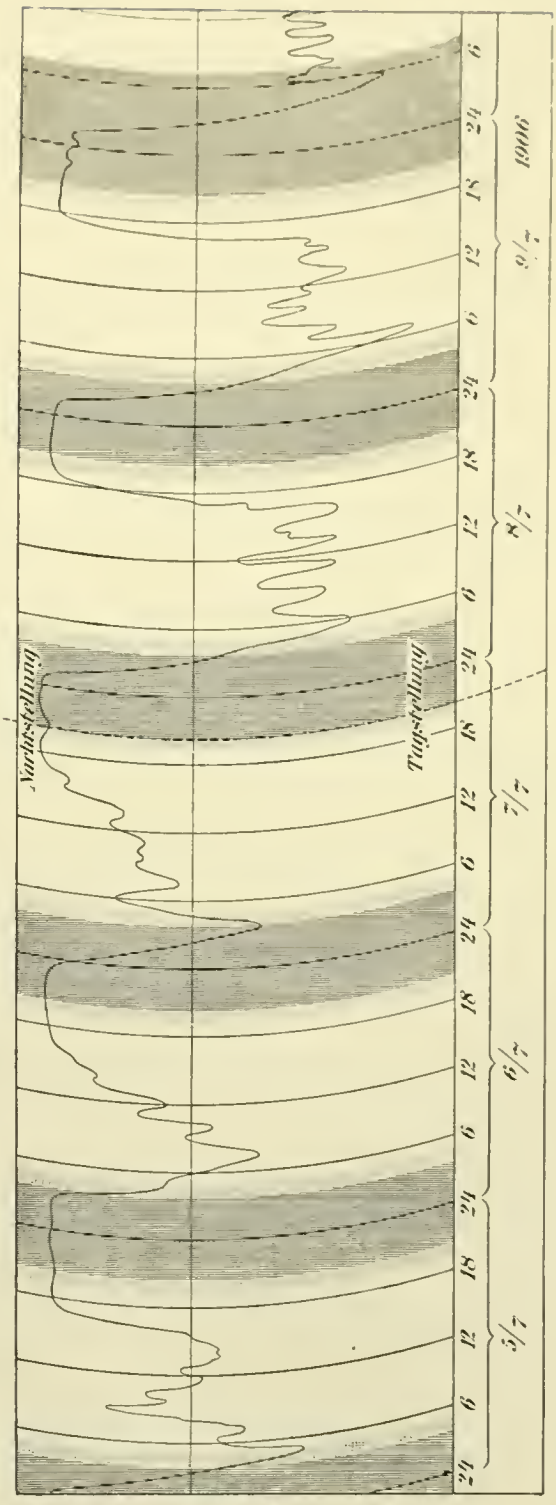


Fig. 21.

Phaseolus vulgaris Tausend für Eine. Registrierung der Bewegungen eines Primärblattes mit Apparat Nr. 2 (S. 272). Distanz von der Gelenkbasis bis zum Anheftepunkt des Fadens 25 mm. Absand zwischen Gelenk und Glaskapillare (*t* in Fig. 2) ca. 12 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Aufstellung im Nordhäuschen. Wetter ziemlich trübe. Temp. 18,0—22,1° C. Zum Beschatten der Oberseite des Gelenks war am 4. 7. 1906 Nachmittags in der später (S. 303) zu beschreibenden Weise ein schwarzer Zeugstreifen angebracht worden, der am 7. 7. 8 Abends entfernt wurde. $^2/_3$ der natürl. Größe.

stellung, um längere Zeit dem Stengel angepreßt zu bleiben und dann, noch vor Sonnenaufgang, die wiederum schnell verlaufende Hebungsbewegung zu beginnen (der ein Fallen der Kurve entspricht). Durch diese werden die Blätter häufig mehr oder minder über die Horizontallage geführt, um die sie fernerhin während des Tages autonome Oszillationen ausführen, die individuell verschieden, aber im allgemeinen bei Phaseolus vitellinus etwas ansehnlicher sind als bei Phaseolus Tausend für Eine. Da bei der Erhaltung der Horizontallage die heliotropische Orientierung durch die stärkere Beleuchtung von oben eine Rolle spielt, so pflegen sich die Blätter bei unserer Beleuchtungsmanier durch Tantallicht, vom Morgen ab, allerdings zunächst langsamer zu senken (Fig. 22, S. 346). Das geschieht in noch auffallenderer Weise, wie das aus der linken Hälfte der Kurve Fig. 21 ersichtlich ist, wenn durch Bedeckung der Oberseite des Gelenks mit schwarzem Stoff (S. 363) dafür gesorgt ist, daß die Oberseite nicht mehr stärker oder sogar schwächer beleuchtet ist, als die Unterseite des Gelenks.

Die Nachschwingungen der Tagesperiode fallen bei Phaseolus vitellinus im allgemeinen auffälliger und anhaltender aus, als bei den Blättchen von Albizzia lophantha. Denn wie Fig. 22 *B* zeigt, ist bei einem Versuch, bei welchem die Tagesperiode durch Tantallicht induziert worden war, die allmählich nachlassende Nachschwingung noch am vierten Tage zu erkennen. Ebenso lang oder zuweilen sogar bis zum 7. Tage konnte die Nachschwingung bei Primärblättern verfolgt werden, die aus dem täglichen Beleuchtungswechsel in kontinuierliche Tantalbeleuchtung gebracht worden waren (vgl. S. 305). In diesen und anderen Fällen pflegte mit dem allmählichen Ausklingen der Tagesperiode die Amplitude der autonomen Oszillationen etwas oder auch ansehnlich zuzunehmen.

Da Phaseolus vitellinus bei Lichtentziehung schon nach 2—4 Tagen bewegungslos und krankhaft wird, so ist es begreiflich, daß im Dunkeln deutliche Nachschwingungen zumeist nur 1 oder 2 Tage verfolgt werden konnten. Damit ist es aber wohl verträglich, daß Jost[1]) im Dunkeln anhaltende Bewegungstätigkeit an solchen Blättern von Phaseolus multiflorus beobachtete, die

1) Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, S. 411; 1898, Bd. 31, S. 377.

unter besonderen Bedingungen bei Lichtabschluß zu ansehnlicher Entwicklung gebracht worden waren.

Die Schlafbewegungen werden aber nicht nur durch das Schwinden bei Dauerbeleuchtung, sondern auch dadurch als aitionastische Erfolge gekennzeichnet, daß sie gar nicht zum Vorschein kommen, wenn eine Pflanze bei kontinuierlicher Beleuchtung aus Samen erzogen wird. Bei diesen Versuchen pflanzte ich je einen aufgequollenen Samen in Erde in einen Blumentopf, der nach 3 Tagen, also bevor der Keimsproß über dem Boden erschien, der Beleuchtung durch zusammen 4 Tantallampen ausgesetzt wurde (Fig. 8, S. 289). Nachdem sich die Pflanzen in dieser kontinuierlichen Beleuchtung im Laufe von 13—16 Tagen genügend entwickelt hatten, wurde die Bandagierung vorgenommen und die Registrierung begonnen. Auch während dieser Operationen blieben die Versuchsobjekte beleuchtet, indem sie zum Zwecke des Bandagierens nur bis gegen den Rand der Küvetten (Fig. 7 und 8) vorgezogen wurden. Bei genügender Gewandtheit läßt sich das Bandagieren auch in dieser Situation und zwar so schnell durchführen, daß sich die

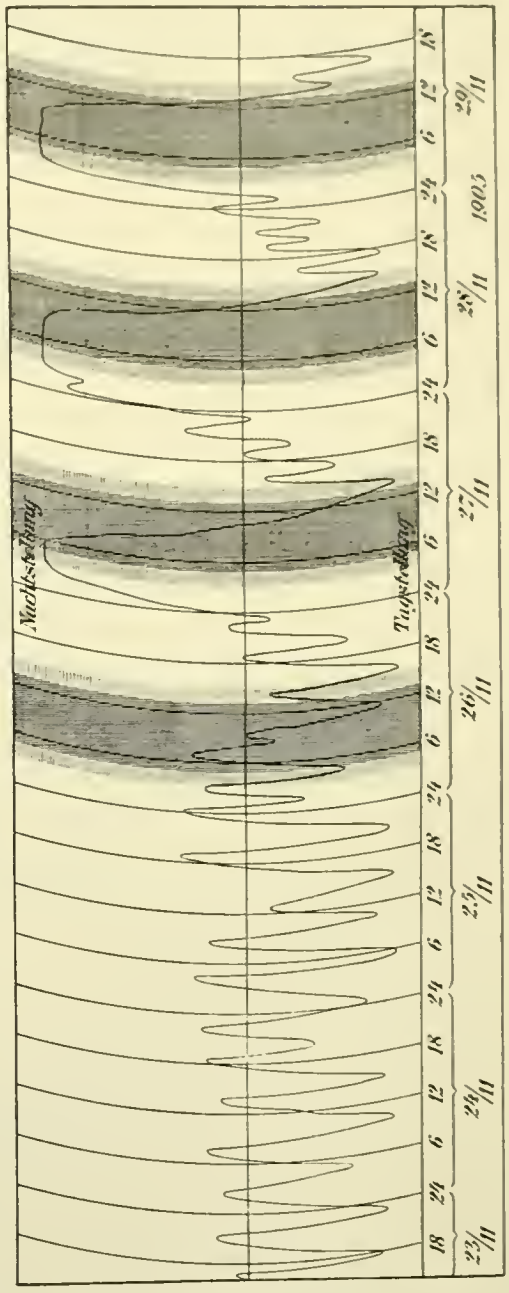


Fig. 22 A.

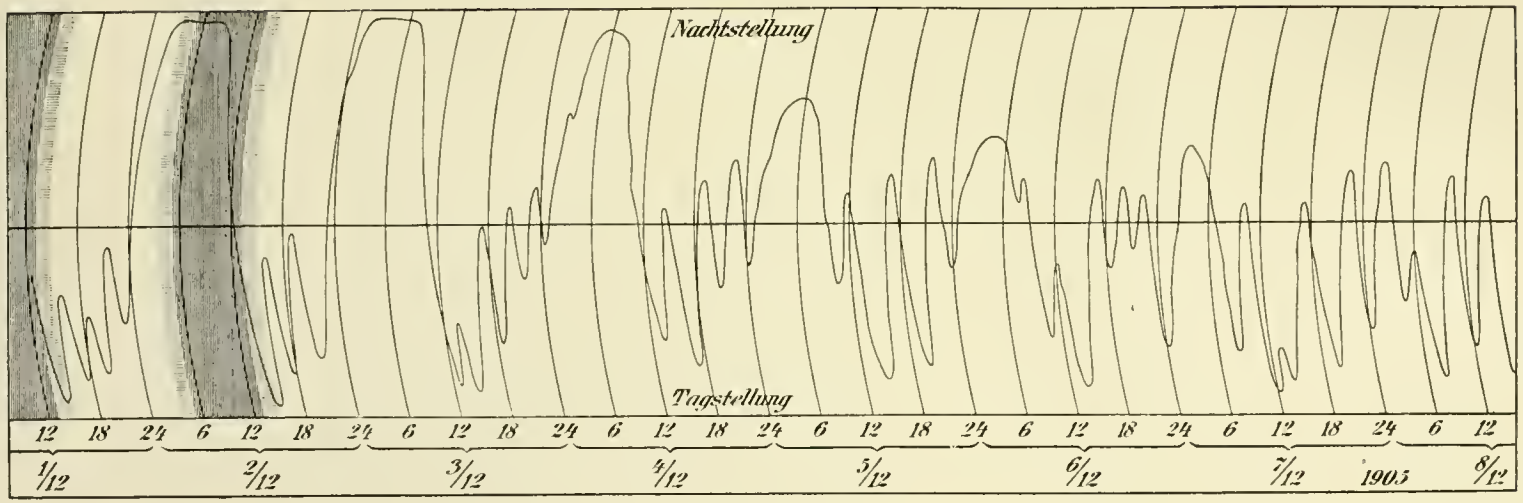


Fig. 22 B.

Phaseolus vitellinus. Nachdem die gequollenen Samen am 3. 11. 1905 ausgesäet worden waren, wurde am 6. 11., noch vor dem Hervorbrechen des Keimlings aus dem Boden, mit der kontinuierlichen Beleuchtung durch zusammen 4 Tantallampen begonnen. Am 20. 11. Morgens wurde bei zwei Pflanzen je ein Primärblatt bandagiert und mit der Registrierung begonnen. Vom 26. 11. ab wurde ein tagesrhythmischer Beleuchtungswechsel und zwar in der Art eingeführt, daß sich die Pflanze jedesmal von $4^1/_2$ Morgens bis 1 Mittags also $8^1/_2$ Stunden in voller Dunkelheit befand, daß aber die Beleuchtung schon von 3 Morgens ab allmählich abnahm und von 1 bis $2^1/_2$ Mittags allmählich zunahm (vgl. S. 296). Nachdem dieser Beleuchtungsrhythmus bis zum 2. 12. 1905 fortgesetzt worden war, verblieb nunmehr die Pflanze in kontinuierlicher Beleuchtung (4 Tantallampen). Der zwischen dem 29. 11 und 1. 12 geschriebene Kurventeil, der ebenfalls die tagesrhythmische Bewegung zeigt, ist in diesen Figuren weggelassen. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung = 26 mm. Abstand zwischen Gelenk und Glaskapillare 13 mm. Schreibhebel 80 : 160 mm. Zimmertemperatur während der Registrierzeit 18,4—19,1° C. $^2/_3$ der natürl. Größe.

Pflanze in Summa nur 15—20 Minuten in dem etwas abgeschwächten Licht befindet, wenn man, sobald es angeht, also auch während des Erstarrens des Gipsgusses (vgl. S. 270), die Töpfe immer wieder in die volle Beleuchtung bringt. Die vorübergehende Lichtschwächung hat aber keine Bedeutung, da Phaseolus nicht einmal auf eine 20 Minuten dauernde, vollständige Verdunklung merklich reagiert, und da zudem ein schwacher Lichtabfall, wie er hier in Betracht kommt, auf die im vollen Lichtgenuß befindliche Pflanze nur eine geringe Reizwirkung ausübt.

Um die Entwicklung der Keimlinge zu beschleunigen, wurde die Zimmertemperatur auf ca. 22° C gebracht und 3 Tage vor dem Beginn des Registrierens dafür gesorgt, daß sie ganz allmählich auf die fernerhin konstant gehaltene Temperatur zurückging, die in den verschiedenen Versuchen zwischen 17,6—19,1° C lag.

In allen Fällen wurden 4 Töpfe aufgestellt, von denen freilich die gegen den Rand der Küvetten hin stehenden eine minder gute Beleuchtung empfingen (S. 289). In den 3 ausgeführten Versuchsreihen gelang es mir aber, bei sorgfältiger Auswahl und Behandlung sowie bei Verwendung eines ausgezeichneten Samenmaterials, zu erreichen, daß sich jedesmal auch die beiden, in der Nähe der Mitte der Küvetten untergebrachten Pflanzen auf das beste entwickelten und zum Registrieren benutzt werden konnten. Ich hatte also nicht nötig einen der seitlich stehenden Töpfe als Ersatz zu wählen, und benutzte die in diesen entwickelten Pflanzen nur, um mich zu überzeugen, daß sich die Schlafbewegungen auch nach dem Übertragen in den täglichen Beleuchtungswechsel einstellen.

Die in dieser künstlichen Beleuchtung entwickelten Bohnenpflanzen sahen ganz normal aus und glichen im Aussehen denjenigen, welche sich bei ungefähr gleicher Temperatur, im Mai oder September im Nordhäuschen des Instituts entwickelten. Da also in beiden Fällen die Stengelteile annähernd gleiche Länge erreichten, so muß offenbar durch die längere Dauer der Beleuchtung erreicht sein, daß das Tantallicht, obgleich es weniger kurzwellige Strahlen enthält als das Tageslicht (S. 299), eine ähnliche wachstumhemmende Wirkung hervorbrachte wie die normale tägliche Beleuchtung.[1])

1) Über die Beeinflussung des Wachstums durch die Strahlen verschiedener Wellenlänge siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Bd. 2, S. 117.

Bei den so in kontinuierlicher Beleuchtung erzogenen Pflanzen waren stets nur die in einem kürzeren Rhythmus sich abspielenden autonomen Bewegungen, aber keine Andeutungen von tagesrhythmischen Bewegungen zu erkennen. Durchweg wurde also eine ähnliche Kurve erhalten wie in Fig. 22 *A* (vgl. auch Fig. 25 *A*), die zugleich zeigt, daß mit der Einführung eines tagesrhythmischen Beleuchtungswechels baldigst die Schlafbewegungen hervorgerufen werden. Weiter ist aus Fig. 22 *B* zu ersehen, daß nach dem Ausklingen der Tagesperiode wieder nur die autonome Bewegungstätigkeit übrig bleibt, wie das auch der Fall ist, wenn eine im Tageswechsel erwachsene Pflanze genügend lange in kontinuierlicher Beleuchtung gehalten wird. Einen solchen Fall bietet die in Fig. 28 (S. 371) dargestellte Kurve, wie im näheren aus der dazu gehörigen Erklärung zu ersehen ist.

Bei kontinuierlicher Beleuchtung wird demgemäß durch die Ausschaltung der photonastischen Reizwirkungen eine Trennung der Tagesbewegungen von denjenigen Bewegungen erzielt, die wir autonome nennen, weil sie bei voller Konstanz der Außenbedingungen, infolge des selbstregulatorischen rhythmischen Waltens fortdauern.[1]) Wenn nun auch bei unseren Versuchen die Pflanze erst mit dem Hervorwachsen aus dem Boden in den Genuß des Lichts gelangt und demgemäß während ihrer Entwicklung einmal einen Wechsel dieser Außenbedingung erfährt, so wird man doch wohl als sicher annehmen dürfen, daß es, analog wie in anderen Fällen, eines solchen Wechsels (Außenreizes) zur Erweckung der autonomen Bewegungen nicht bedarf. Da diese, wie direkte Beobachtungen zeigten, schon in den noch in Entwicklung begriffenen Blättern begannen, so ist ihre Enstehung nicht von den mit dem späteren Bandagieren verknüpften Operationen abhängig. Welcher Art aber immer die Vorgänge sein mögen, durch welche die autonomen Bewegungen veranlaßt und dirigiert werden, so wird damit doch nichts an der Tatsache geändert, daß die Schlafbewegungen aitionastische Reaktionserfolge sind.

Ohne an dieser Stelle näher auf die autonomen Bewegungen einzugehen (vgl. § 21), sei doch darauf hingewiesen, daß dieselben individuelle Differenzen bieten und, daß, trotz der Konstanz der

1) Siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Bd. 2, S. 388 und diese Arbeit § 21.

Außenbedingungen, die aufeinanderfolgenden Oszillationen in bezug auf Amplitude, Zeitmaß usw. nicht genau übereinstimmen. Bei meinen Versuchen mit Phaseolus vitellinus vollzog sich ein Hin- und Hergang zumeist in 3—6 Stunden, während die Amplitude gewöhnlich 30—50 Grad betrug, jedoch auch ansehnlichere Werte erreichte. Beachtenswert ist, daß die autonomen Bewegungen nicht zu bemerken sind, während die mit den Schlafbewegungen (bzw. photonastischen Reaktionen) verknüpften schnelle Hebung und Senkung des Blattes sich vollziehen. Es ist dieses eines der vielen Beispiele dafür, daß durch eine bestimmt gerichtete Inanspruchnahme ein andere Tätigkeit mehr oder minder unterdrückt wird. Als ein solches korrelatives Walten ist es wohl auch zu deuten, daß die autonomen Bewegungen zu der Zeit, in welcher die Mittellage des Blattes durch die Schlaftätigkeit nur wenig geändert wird, zwar fortbestehen, daß sie indes im allgemeinen in bezug auf die Amplitude etwas reduziert sind (vgl. § 21). Andererseits sieht man beim Ausklingen der Tagesperiode die autonomen Bewegungen sich allmählich wieder einschleichen, um schließlich die Gestaltung und das Ausmaß zu erreichen, das sie fernerhin, bei Konstanz der Beleuchtung und der Außenbedingungen einhalten (vgl. Fig. 22 *B*.)

Die Hervorrufung der Schlafbewegungen gelingt sowohl bei plötzlichem (Fig. 25 und 28) als auch bei allmählichem (Fig. 22 *A*) Lichtwechsel und ebenso wenn bei dem tagesrhythmischen Beleuchtungswechsel die Zeit der vollständigen Verdunklung z. B. 12 (Fig. 28 S. 371), $8^1/_2$ (Fig. 22 *A*) oder 6 Stunden (Fig. 24 S. 354) beträgt. Da schon die erste paratonische Wirkung eine Bewegung bis zur vollen Nachtstellung auslösen kann, so ist bei starker photonastischer Reizung keine deutliche Akkumulierung zu erkennen. Diese trat jedoch, analog wie bei dem in der Fig. 17 S. 325) dargestellten Versuch mit Albizzia lophantha, hervor, als in gleicher Weise wie dort, ein nur partieller Lichtabfall und damit eine schwache Reizung angewandt wurden. Ich unterlasse indes die Reproduktion dieser Kurve, da eine Akkumulierung auch in dem Versuch Fig. 24 zu erkennen ist, bei dem die Pflanze 18 Stunden verdunkelt und 6 Stunden beleuchtet wurde. Der Umstand, daß in dem Versuche Fig. 22 *A* nur $8^1/_2$ Stunden vollständig verdunkelt wurde, bedingt es wohl auch, daß durch die erste photonastische Reizung zwar die volle Nachtstellung,

aber eine weniger lang dauernde Anpressung des Blattes erzielt wurde, als nach den folgenden Reizungen.

Mit der Tatsache, daß die Schlafbewegungen bei kontinuierlicher Beleuchtung schwinden, daß sie aber durch den künstlichen Beleuchtungswechsel mit allen Eigenheiten wieder hervorgerufen werden können, ist erwiesen, daß dieselben photonastische (allgemein aitionastische) Reaktionen sind, gleichviel welcher Art im näheren das zu Grunde liegende Reaktionsvermögen ist. Daß dieses nicht mit dem der Blättchen von Albizzia und Mimosa übereinstimmt, ist schon S. 343 ausgesprochen, wo hervorgehoben wurde, daß die abendliche Senkung der Blätter von Phaseolus durch die Erhellung am Morgen verursacht wird, während durch die Verdunklung, wenn überhaupt, nur eine geringe Bewegungsreaktion ausgelöst wird.

Demgemäß bewirkt die Verdunklung einer Pflanze, die in kontinuierlicher Beleuchtung die tagesrhythmischen Bewegungen einstellte, wie es die Kurven Fig. 22*A* und 25*A* zeigen, keine auffällige Lagenänderung des Blattes[1]), während etwa 8—12 Stunden nach dem Erhellen die nun schnell verlaufende Senkungsbewegung beginnt. Diese kann aber nicht etwa eine durch die Verdunklung ausgelöste Reaktion sein, die erst nach langer Latenzzeit beginnt, da die Blattsenkung auch dann in der üblichen Zeit nach dem Erhellen eintritt, wenn die Dauer der Verdunklung verlängert wird. Es ist dieses ebenso in der Kurve Fig. 25*A* (S. 358) nach 18stündiger, wie in der Kurve Fig. 23 nach 38stündiger Verdunklung der Fall, während doch bei Anwendung eines tagesrhythmischen Beleuchtungswechsels die Senkungsbewegung des Blattes spätestens 24 Stunden nach dem Beginn der ersten Verdunklung in Gang ist. Da diese Erfahrungen völlig entscheidend sind, so hatte ich keinen Grund weitere Versuche mit Verlängerung der Lichtentziehung anzustellen, die deshalb weil Phaseolus im Dunkeln ziemlich bald krank wird, etwa in der Weise hätten ausgeführt werden müssen, daß man nicht eine völlige, sondern nur eine möglichst weitgehende Lichtentziehung anwandte.

---

1) Wir haben hier Blätter im Auge, die allseitig gleichmäßig beleuchtet sind. Denn wenn durch stärkere Beleuchtung von oben, wie es bei Tagesbeleuchtung gewöhnlich der Fall ist, eine gewisse Hebung des Blattes durch heliotropische Orientierung hervorgerufen war, so hat Verdunklung eine gewisse Senkungsbewegung des Blattes zur Folge. (Vgl. S. 362.)

Während es somit sichergestellt ist, daß die Senkungsbewegung des Blattes von Phaseolus durch die vorausgegangene Erhellung verursacht wird, gestatten unsere Versuche keine entgültige Entscheidung darüber, ob die Verdunklung gar keine Bewegungsreaktion auslöst oder ob sie eine geringe Hebung des Blattes veranlaßt. Anscheinend ist letzteres der Fall, da die meisten Versuche bei denen die Verdunklung 12 und mehr Stunden dauerte auf eine gewisse Hebungsbewegung hinweisen (Fig. 23, 25), und da es denkbar ist, daß ein solcher Erfolg, der sich erst

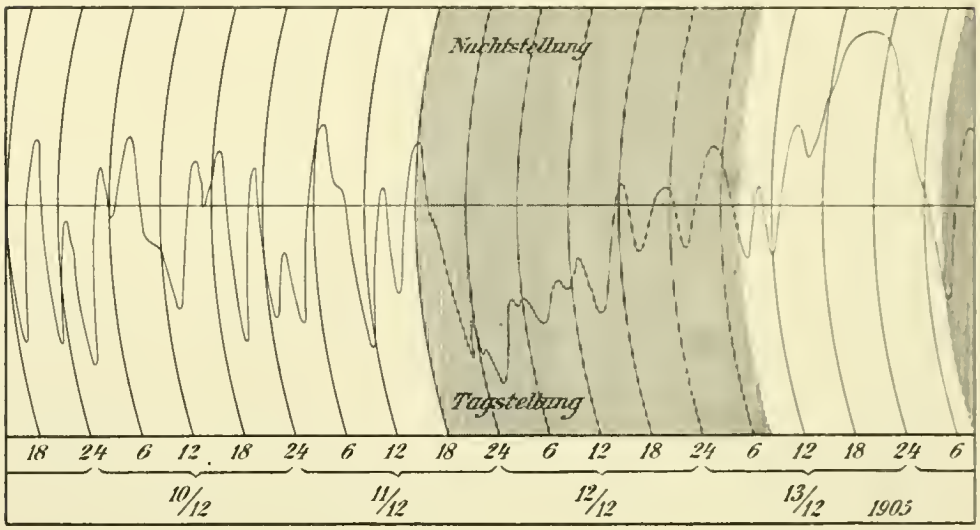


Fig 23.

Es ist dieses eine Fortsetzung der Kurve Fig. 22 *B*, doch ist der zwischen dem 8. 12. 1905 5 Abends und 9. 12. 6 Abends geschriebene Teil der Kurve weggelassen. Nachdem die Pflanze auch nach dem 8. 12. in kontinuierlicher Beleuchtung geblieben war und die autonomen Bewegungen in der bisherigen Weise fortgesetzt hatte, wurde sie am 11. 12. 6 Abends verdunkelt und erst am 13. 12. 8 Morgens, also nach 38 Stunden wieder erhellt.

längere Zeit nach der Verdunklung einstellt, dann unterbleibt, wenn nach kürzerer Lichtentziehung wieder erhellt wird. Andererseits kann die schwache Senkungsbewegung, die in der Kurve Fig. 23 schließlich auf die Hebung folgt, durch den transitorischen Charakter der Reaktion oder dadurch bedingt sein, daß das Blatt, wie es zutrifft, im Dunkeln allmählich eine etwas gesenkte Gleichgewichtslage annimmt.

Falls die Verdunklung in der besagten Weise wirkt, so wird durch die ausgelöste Hebungsbewegung des Blattes, weil sie erst nach längerer Zeit in Aktion tritt, die durch die Morgenbeleuchtung

induzierte abendliche Senkungsbewegung nicht beinträchtigt, wohl aber die rückgängige Bewegung des Blattes unterstützt. Doch vollzieht sich die Hebung des Blattes bis zum Morgen, weil es sich um eine transitorische Ablenkung aus der Gleichgewichtslage handelt, auch ohne die Mithilfe der Verdunklung, wie Versuche ergaben, bei denen die Pflanze nach dem Erhellen dauernd am Licht verblieb. Demgemäß ist für das Zustandekommen der Schlafbewegungen die Auslösung einer Hebungsreaktion durch Verdunklung nicht notwendig.

Das Reaktionsvermögen des Blattes von Phaseolus unterscheidet sich also von dem der Blättchen von Albizzia und Mimosa darin, daß diese auf einen Beleuchtungswechsel schnell antworten und außerdem anscheinend gleichstark auf Erhellung und Verdunklung reagieren. Denkt man sich aber das Zeitintervall zwischen Reizanstoß und Reaktionsbeginn so weit ausgedehnt, daß die durch die abendliche Verdunklung auszulösende Reaktion erst am Morgen, die durch die Erhellung auszulösende Reaktion erst am Abend in Aktion treten, so würden die Phasen der Schlafbewegungen der Blättchen von Albizzia und Mimosa um 12 Stunden verschoben, und somit ähnliche Kausalbeziehungen hergestellt sein, wie sie bei dem Blatte von Phaseolus bestehen. Daß bei diesem nur die Erhellung eine ansehnliche Reaktion hervorruft ist eine besondere Eigentümlichkeit, die nicht allgemein sein muß, und es ist deshalb wohl möglich, daß es auch Pflanzen gibt, die trotz der langen Latenzzeit, auf Erhellung und Verdunklung gleichstark reagieren.

Natürlich müssen auch die Blätter von Phaseolus eine gewisse Zeit im Dunkeln (bzw. im abgeschwächten Licht) verweilen, bevor sich beim Erhellen (bzw. bei der Lichtzunahme) eine merkliche Reaktion ergibt. Das kann schon dann der Fall sein, wenn die in Tantalbeleuchtung befindliche Pflanze an jedem Tag nur 2 Stunden verdunkelt wird. Denn, wie es die Kurve Fig. 24 zeigt war unter diesen Umständen eine schwache tagesrhythmische Tendenz zu bemerken, während eine ansehnliche Schlafbewegung zustande kam, als die Pflanze an jedem Tage 6 Stunden verdunkelt wurde. Immerhin wurde unter diesen Umständen noch nicht die höchste photonastische Reaktionsfähigkeit erreicht, wie sich daraus ergibt, daß sich das Blatt nach der ersten 6 stündigen Verdunklung noch nicht vollständig senkte, und daß erst am folgenden Tage, also durch Akkumulation (vgl. S. 350),

beinahe dieselbe Nachtstellung zustande kam, wie sie uns nach Einführung des 12:12stündigen Beleuchtungswechsels (am 17. 11.,

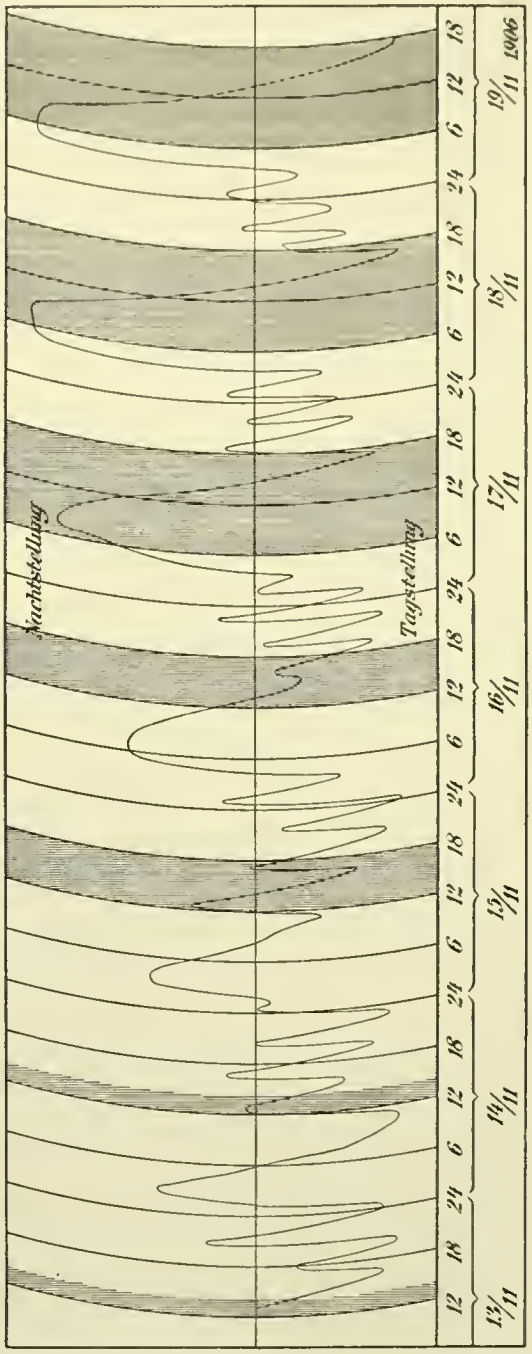


Fig. 24.

Phaseolus vitellinus. Die am Tageslicht erwachsene Pflanze wurde 6 Tage mit zusammen 4 Tantallampen kontinuierlich beleuchtet bis die Nachschwingungen der tagesperiodischen Bewegungen verschwunden waren. Nunmehr wurden vom 10. 11. bis zum 14. 11. 1906 jedesmal von 12 Mittags bis 2 Nachmittags (2 Stunden), hierauf am 15. 11. und 16. 11. von 12 Mittags bis 6 Abends (6 Stunden) und endlich vom 17. 11. ab von 6 Morgens bis 6 Abends (12 Stunden) verdunkelt. Nach der ersten zweistündigen Verdunkelung am 10. 11. war nur eine gewisse Störung der autonomen Rhythmik zu bemerken, und erst am 12. 11. trat die tagesrhythmische Tendenz in der Weise hervor, wie sie auch am 13. 11. und 14. 11., in dem in der Figur wiedergegebenen Kurventeil, zu bemerken ist. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung 23 mm. Abstand zwischen Gelenk und Glaskapillare 11 mm. Schreibhebel 90:180 mm. Zimmertemperatur 17,5—18° C. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

entgegentritt. Da aber das Tageslicht eine ansehnlichere photonastische Wirkung ausübt, als das von uns angewandte Tantal-

licht, so wird unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen die volle Schlafbewegung der Blätter auch noch in Gegenden eintreten, in denen während der Sommerzeit die Nächte viel kürzer sind als bei uns.

Obgleich die Verdunklung keine auffällige Bewegungsreaktion auslöst, so werden doch mit dem Übergang in das Dunkle (bzw. in das schwächere Licht) Tätigkeiten und Veränderungen in der Pflanze erweckt, durch welche die Blätter befähigt werden, auf Beleuchtung wiederum mit einer Bewegungsreaktion zu antworten. Diese Tätigkeiten, durch welche die Pflanze im Dunkeln (ebenso im gedämpften Licht) allmählich auf den, den obwaltenden Bedingungen entsprechenden Gleichgewichtszustand übergeht, werden zwar nach der Verdunklung sogleich beginnen, aber erst nach einer gewissen Zeit so weit vorgeschritten sein, daß bei Beleuchtung eine merkliche Bewegungsreaktion eintritt, und daß weiterhin die maximale Reaktionsfähigkeit erreicht ist. Diese Beziehungen, die ohne Frage je nach den individuellen Besonderheiten und den Außenbedingungen, in gewissen Grenzen variieren, habe ich nicht näher zu bestimmen gesucht. Es sei deshalb auch nur kurz darauf hingewiesen, daß die Kurve, die das gleichzeitig registrierte Blatt eines anderen Individuums von Phaseolus lieferte, bei der zweistündigen Verdunklung überhaupt nur eine unbestimmte Andeutung der tagesrhythmischen Tendenz erkennen ließ, dagegen bei 6 stündiger Verdunklung ebenfalls eine schöne Schlafbewegung anzeigte.

Andererseits kann es von vornherein nicht zweifelhaft sein, daß es nach dem Verdunkeln einer gewissen Beleuchtungszeit bedarf, um eine merkliche Bewegungsreaktion auszulösen, die mit der Zeit der Beleuchtung zunimmt und erst nach längerem Verweilen im Licht den Maximalwert erreicht. Auch diese Verhältnisse habe ich nicht näher zu ermitteln gesucht. Daß aber die angedeuteten Allgemeinbeziehungen bestehen, ergibt sich ohne weiteres aus den vorliegenden Erfahrungen. Es sei deshalb nur kurz mitgeteilt, daß sich die Blätter von Phaseolus Abends nicht viel weiter senken, als es schon die Nachschwingungen bedingen, wenn eine Pflanze im Juli um 6 Morgens, also nachdem sie ca. 2 Stunden das Tageslicht genossen hat, verdunkelt wird, während die Senkung schon weiter geht, wenn die Verdunklung um 9 Uhr vorgenommen wird, und zur vollen Schlafstellung führt, wenn

die Pflanze nach 2 Nachmittags in das Dunkle kommt. Beachtet man aber, daß bei einer Pflanze, die bei kontinuierlicher Beleuchtung die tagesrhythmische Bewegungstätigkeit verloren hat, die volle Nachtstellung eintritt, wenn nach längerer Verdunklung wieder erhellt wird, so folgt aus dem Mitgeteilten, daß der zweistündige Aufenthalt im Tageslicht nicht ausreichte, um die volle photonastische Reaktion auszulösen.[1])

Aus den allgemeinen Erfahrungen ist auch ohne weiteres zu ersehen, daß bei dem Übergang in das Licht (oder in hellere Beleuchtung) nicht etwa der plötzliche Wechsel[2]) den Reizanstoß abgibt, sondern daß durch den Aufenthalt im Licht Prozesse veranlaßt werden, die allmählich fortschreiten und endlich die photonastische Bewegungstätigkeit auslösen. Dabei muß die lange Latenzzeit, die man auch beobachtet, wenn eine Pflanze etwa nach 6 stündiger Beleuchtung in das Dunkle gebracht wird, durch Entwicklung und Verlauf der sensorischen Prozesse bedingt werden.[3]) Wenigstens kann die Verzögerung der Aktion nicht in der ungenügenden motorischen Befähigung liegen, da z. B. die kurze Latenzzeit bei einer geotropischen oder heliotropischen Reizung zeigt, daß die Gelenke zu einer schnellen Aktion befähigt sind. Der Umstand, daß die photonastische Reizung nur eine transitorische Ablenkung des Blattes hervorruft, gibt natürlich an sich noch keinen Aufschluß über die Natur der maßgebenden und dirigierenden Prozesse.

Nachdem wir bis dahin eine einmalige Verdunklung und Erhellung im Laufe von 24 Stunden im Auge hatten, sei zunächst auf die Resultate hingewiesen, welche diejenigen Versuche ergaben, bei denen eine kürzere oder längere Beleuchtungsrhythmik in An-

1) Versuche in der Weise, daß man die Blätter nur für kurze Zeit aus dem Dunkeln in das Licht bringt, lassen sich nicht gut ausführen, da Phaseolus nicht ohne Schädigung so lange im Dunkeln gehalten werden kann, bis die Nachschwingungen der Tagesperiode verschwunden sind. Um diesen Zustand ohne Schädigung zu erreichen, würde man die Pflanzen also schwach beleuchten und dann in helleres Licht bringen müssen. Bei den oben mitgeteilten Versuchen ist übrigens der Einfluß der heliotropischen Orientierung der Blätter zu beachten. Vgl. S. 362.

2) Daß plötzlicher Lichtwechsel ebenso wirkt wie allmählicher Lichtwechsel ist z. B. aus Fig. 22 im Vergleich zu den Kurven Fig. 24, 25, 28 zu ersehen. Im übrigen gilt in bezug auf den langsamen und plötzlichen Lichtwechsel, sowie in bezug auf den Reizwert, den derselbe absolute Lichtzuwachs bei verschiedener Helligkeit ausübt, das früher (S. 323) Gesagte.

3) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. 2. S. 359, 620.

wendung kam. Ausgehend von Pflanzen, die bei Dauerbeleuchtung erwachsen waren oder die in dieser die tagesperiodischen Bewegungen eingestellt hatten, ergab sich, daß bei einem 2 : 2 stündigen, sowie bei einem 3 : 3stündigen Beleuchtungsturnus nur eine gewisse Alteration der autonomen Bewegungen, aber keine bestimmte, andersartige Bewegungsrhythmik bemerklich wurde, während bei einem 12stündigen Rhythmus, gleichviel ob ein Beleuchtungswechsel von 6 : 6 oder von 8H : 4D Stunden stattfand, mehr oder minder deutlich ein 12 : 12stündiger Bewegungsturnus zu Tage (Fig. 26) trat.

Dagegen stellte sich, wie Fig. 25 *A* und *B* zeigen in schönster Weise ein 18 : 18stündiger Bewegungsrhythmus ein, als die Pflanze 18 Stunden verdunkelt und 18 Stunden beleuchtet wurde. Kamen darauf die Pflanzen in Dauerbeleuchtung, so schlugen die Blätter, sobald der Erfolg der letzten Reizwirkung durch Erhellen vorbei war (dem in der Kurve Fig. 25 die Blattsenkung am 24. 1. entspricht), Nachschwingungen ein, bei denen ein 12 : 12stündiger Rhythmus eingehalten wird und die in ähnlicher Weise und Zeit (in drei Tagen) ausklingen, wie die Nachschwingungen einer durch die Tantalbeleuchtung induzierten Tagesperiodizität (Vgl. Fig. 22 *B*, S. 347).

Demgemäß kommen der Pflanze die Eigenschaft und das Bestreben zu, die selbstregulatorisch dirigierten Nachschwingungen (vgl. § 19) in einen dem Tagesrhythmus entsprechenden Turnus zu bringen. Jedoch kommt dieses Bestreben während des 18 : 18stündigen Beleuchtungswechsels deshalb nicht zur Geltung, weil es durch die auf ein anderes Zeitmaß hinarbeitende Reizwirkung des Beleuchtungswechsels überwunden wird. Dieses geschieht ebenso, wenn eine Pflanze, die bisher im Tageswechsel normale Schlafbewegungen ausführte, in die Tantalbeleuchtung gebracht und abwechselnd 18 Stunden dunkel und hell gehalten wird; denn unter diesen Umständen ist den Blättern gewöhnlich schon am zweiten Tage der 18 : 18stündige Bewegungsrhythmus aufgedrängt. Übrigens wird die leichte Überwindbarkeit der Nachschwingungen durch die photonastische Reizwirkung auch dadurch erwiesen, daß die Phasen der Schlafbewegungen schon nach einem Tage um 12 Stunden verschoben sind, wenn Nachts erhellt und Tags verdunkelt wird.

Immerhin dürfte es als ein Ausdruck für das Anstreben der

tagesrhythmischen Nachschwingungen zu deuten sein, daß die Kurve (Fig. 25) um 6 Morgens am 22. 1. und um 6 Abends am

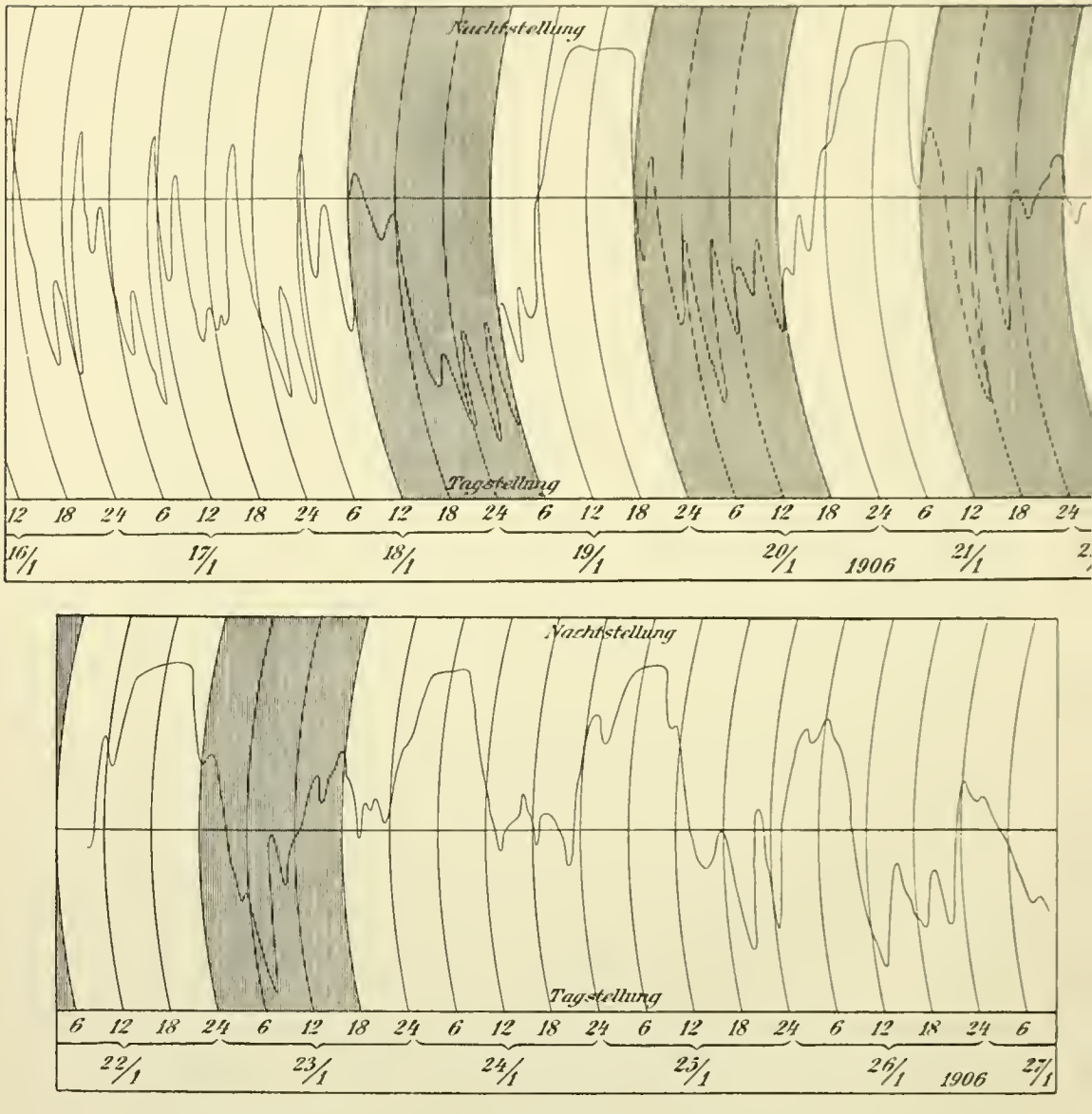


Fig 25 *A* und *B*.

Phaseolus vitellinus. In dieser Versuchsreihe kamen die Töpfe, nachdem die eingequollenen Samen am 22. 12. 1906 eingepflanzt waren, am 25. 12. in kontinuierliche Beleuchtung mit zusammen 4 Tantallampen. Von den Kurven, welche die am 10. 1. 1906 bandagierten zwei Primärblätter schrieben, die verschiedenen Individuen angehörten, ist die eine, und zwar erst vom 16. 1. 1906 ab, auf $^2/_3$ reduziert, hier dargestellt. Die Kurve *B* ist die direkte Fortsetzung von Kurve *A*. Entfernung von der Gelenkbasis bis zum Anheftepunkt des Fadens 25 mm. Distanz zwischen Gelenk und Glaskapillare 13 mm, Schreibhebel 90 : 180 mm. Temperatur 17,6—18,2.

23. 1. sekundäre Maxima zeigt, die je 24 Stunden von demjenigen Hauptmaximum (das der Nachtstellung entspricht) abstehen, das durch die Reizwirkung der vorausgegangenen Erhellung hervorgerufen wurde. Jedoch ist zu beachten, daß ein solches sekundäres Maximum in der Kurve Fig. 25 am 20. 1. fehlt und daß derartige sekundäre Maxima an den fraglichen Stellen zwar in der Mehrzahl, aber doch nicht in allen den 5 Kurven auftraten, die außerdem noch registriert wurden. Im übrigen stimmen diese Kurven in der Hauptsache mit der hier wiedergegebenen Kurve überein, und es ist nicht überraschend, daß in einer der Kurven die 12 : 12stündige Rhythmik der Nachschwingungen nicht so deutlich hervortrat. Bemerkt sei noch, daß die 6 Kurven in 3 Versuchsreihen mit je zwei Pflanzen gewonnen wurden, von denen eine Versuchsreihe mit im Dauerlicht erwachsenen Pflanzen und eine mit solchen angestellt wurde, die bis zum Schwinden der Nachschwingungen der Schlafbewegungen in kontinuierlicher Beleuchtung gehalten worden waren, während bei der dritten Versuchsreihe die Pflanzen aus der Tagesbeleuchtung direkt in den 18 : 18stündigen Beleuchtungsturnus kamen.

Wenn auch unter den angegebenen Gesichtspunkten die 18 : 18stündige Bewegungsperiodizität im allgemeinen verständlich erscheint, so werden doch fernere Untersuchungen die einzelnen, in Betracht kommenden Faktoren näher zu präzisieren haben, die ich hier nicht weiter diskutieren will. So ist es z. B. denkbar, das die Ausdehnung der jedesmaligen Dunkelzeit auf 18 Stunden eine stärkere und nachhaltigere photonastische Wirkung vorbereitet und ermöglicht. Ferner ist z. B. zu beachten, daß die Rückgangsbewegungen der in die Schlafstellung gebrachten Blätter bei dem 18 : 18stündigen Beleuchtungsturnus schon während der Beleuchtungszeit, bei dem 12 : 12stündigen Beleuchtungsrhythmus (überhaupt bei den normalen Schlafbewegungen) erst in der Dunkelperiode beginnt. Denn es ist nicht ausgeschlossen, daß die Verdunklung bei den gesenkten Blättern im höheren Grade auf Hebung hinarbeitet, als bei den in der Tagstellung befindlichen (vgl. S. 319). Übrigens ist bestimmt zu erwarten, daß z. B. auch ein Beleuchtungswechsel von 20 H : 16 D einen 36stündigen Bewegungsrhythmus der Blätter von Phaseolus hervorruft.

Bei einem 6 : 6stündigen Beleuchtungswechsel trat der 12 : 12-stündige Bewegungsrhythmus stets nur schwach und nicht immer

so deutlich hervor, wie es die Fig. 26 zeigt. Ja das andere Blatt, das in dieser Versuchsreihe gleichzeitig registriert wurde, lieferte sogar eine Kurve in welcher der 12 : 12stündige Bewegungsrhythmus nur unbestimmt zu bemerken war. Andererseits fiel der 12 : 12-stündige Bewegungsrhythmus ähnlich wie in Fig. 26 in einer anderen Versuchsreihe aus, in welcher die Bewegung von zwei Blättern registriert wurde, die abwechselnd 8 Stunden beleuchtet und 4 Stunden dunkel gehalten wurden.

Im allgemeinen wird man diese Erfolge als eine Resultante ansehen können, die sich aus dem Zusammenwirken der photonastischen Reizwirkungen und dem real bestehenden Bestreben

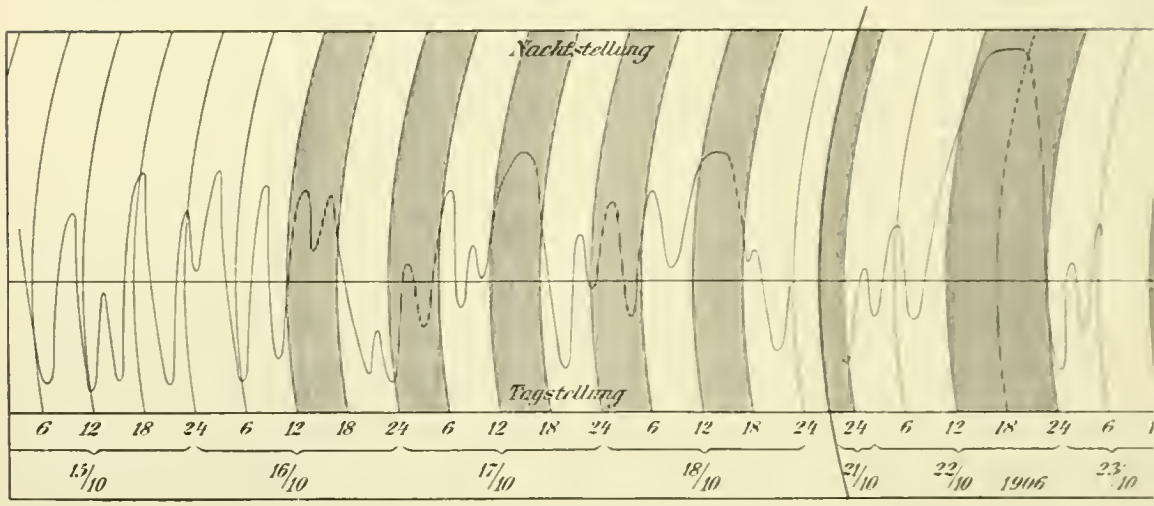


Fig. 26.

Phaseolus vitellinus. Nachdem in kontinuierlicher Beleuchtung die Nachschwingungen der Tagesperiode verschwunden waren, wurde vom 16. 10. 1906 12 Mittags ab abwechselnd 6 Stunden verdunkelt und erhellt. Die registrierte Kurve, die nur bis 18. 10. mitgeteilt ist, fiel auch am 19. 10. und 20. 10. ähnlich aus. Als dann ein 12:12stündiger Beleuchtungswechsel angewandt wurde, trat baldigst, wie es das am 22. 10. geschriebene Kurvenstück zeigt, eine vollständige Schlafbewegung ein. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Anheftepunkt des Fadens 22 mm. Distanz zwischen Gelenk und Glaskapillare 10 mm. Schreibhebel 80:160 mm. Temperatur 17,8—18,4° C. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

nach einem 12 : 12stündigen Bewegungstempo ergibt. Damit müssen wir uns derzeit zufrieden geben, da ich es nicht versucht habe, die einzelnen Faktoren zu bestimmen. Es sei deshalb nur kurz darauf hingewiesen, daß die korrespondierenden Fußpunkte und Maxima der sukzessiven Oszillationen in der Kurve je um 12 Stunden auseinander liegen würden, wenn sich jede der zu einer photonastischen Wirkung gehörigen Bewegungsreaktion so

frei entwickeln könnte, wie in Fig. 22. Da aber der Verlauf einer solchen Oszillation 24 Stunden in Anspruch nimmt, so müssen sich die durch einen 6 : 6stündigen Beleuchtungswechsel angeregten Bewegungsbestrebungen durchkreuzen und antagonistisch beeinflussen. Es muß also keine völlige Gleichheit dieser Gegenwirkungen bestehen, da sonst ein 12 : 12stündiger Bewegungsrhythmus nicht kenntlich werden könnte. Ob dieser nun etwa dadurch zustande kommt, daß das durch eine Reizinduktion in Anspruch genommene Blatt, für die hinzukommende photonastische Reizung minder empfänglich ist, oder ob die Begünstigung eines 12 : 12stündigen Rhythmus, oder ob andere Faktoren eine Rolle spielen, muß ich dahingestellt sein lassen. Ein bestimmter Schluß läßt sich auch nicht aus dem Abstand der ersten, dem 6 : 6stündigen Bewegungsrhythmus entsprechenden, Blattsenkung ziehen, da dieser Abstand bei den verschiedenen Versuchen nicht gleich ausfiel.

Würden die Blätter von Phaseolus so schnell reagieren wie die von Albizzia, so würde auch bei ihnen z. B. durch einen 6 : 6stündigen Beleuchtungswechsel eine entsprechende Bewegungsperiodizität erzielt werden, da tatsächlich die Erhellung einen sehr ansehnlichen photonastischen Erfolg hat. Weil dieser aber erst nach langer Zeit bemerklich wird, so ist es schon deshalb verständlich, daß durch einen 2 : 2stündigen oder 3 : 3stündigen Beleuchtungswechsel nur eine gewisse Störung des autonomen Rhythmus veranlaßt wird.

Ob bei dem Blatte von Phaseolus etwa ein 10 : 10stündiger Beleuchtungsrhythmus einen isochronen Bewegungsrhythmus erzielt, habe ich nicht untersucht. Nach dem positiven Erfolg mit dem 18 : 18stündigen Beleuchtungswechsel ist aber zu erwarten, daß auch z. B. ein 15 : 15stündiger Bewegungsrhythmus hervorgerufen werden kann. Derartige Versuche habe ich indes nicht angestellt, ebenso nicht solche mit einem 24 : 24stündigen Beleuchtungsturnus.

Bedenkt man aber, daß bei dem Blatt von Phaseolus die Erhellung einen Hin- und Hergang von 24stündiger Dauer auslöst, daß in der nun folgenden 24stündigen Dunkelzeit sich die Nachschwingung in demselben Rhythmus abspielen wird, weil die Verdunklung in zu geringem Grade als Bewegungsreiz wirkt, daß ferner nach der Verdunklung immer wieder eine neue er-

folgreiche Reizung durch die Erhellung eintritt, so wird man erwarten dürfen, daß tatsächlich ein 24 : 24 stündiger Bewegungsrhythmus erzielbar ist, bei dem die während der Dunkelperiode geschriebene Nachschwingungskurve jedesmal eine minder weitgehende Senkungsbewegung des Blattes ergibt. Ob diese Voraussetzungen zutreffen, muß allerdings empirisch geprüft werden, da es immerhin möglich wäre, daß bei einer derartigen Kombination durch die Verdunklung besondere Komplikationen geschaffen werden. Wirken aber nicht nur die Erhellung, sondern auch die Verdunklung als Reize, die eine entgegengesetzte Bewegungstätigkeit auslösen, so wird bei einem 24 : 24 stündigen Beleuchtungswechsel eine andersartige Kurve zustande kommen, wie das für die Blättchen von Albizzia gezeigt ist (S. 328).

Da bei der angewandten Beleuchtung durch Tantallicht ein heliotropischer Effekt nahezu unterbleibt, so konnten wir bei den bisherigen Erörterungen die orientierende Wirkung einer einseitigen Beleuchtung außer acht lassen. Tatsächlich sind aber die Variationsgelenke stark heliotropisch[1]) und es erfolgt deshalb bei relativ stärkerer Beleuchtung einer Flanke eine Krümmung gegen das Licht, während man eine Senkung des Blattes beobachtet, wenn man die Oberseite des Gelenks beschattet und zugleich durch Spiegellicht dafür sorgt, daß die Unterseite des Gelenks stärker beleuchtet ist. Diese orientierende Lichtwirkung kommt auch darin zum Ausdruck, daß bei der hinter einem Fenster einseitig beleuchteten Pflanze, so wie es der Herstellung einer günstigen Lichtlage entspricht, das nach dem Zimmer gewandte Primärblatt über die Horizontale sich erhebt, das nach dem Fenster gewandte aber unter die Horizontale sich senkt. Dieser Effekt tritt bei Phaseolus Tausend für Eine, sowie bei Ph. helvolus stark, bei Phaseolus vitellinus aber selbst bei ziemlich starker einseitiger Beleuchtung nur mäßig hervor.

An freien Standorten und besonders auch in einem Gewächshaus, das nur Licht von oben erhält, wird die orientierende Lichtwirkung danach streben, die Blätter annähernd in eine horizontale

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. 2, S. 622, 650. Daß in der Hauptsache die Gelenke, also nicht die Lamina, den heliotropischen Reiz perzipieren, wurde nachgewiesen von Krabbe, Jahrb. f. wiss. Botanik 1889, Bd. 20, S. 256. Vgl. auch Pfeffer, l. c. S. 603 und Haberlandt, Lichtsinnesorgane der Laubblätter 1905, S. 19.

Lage zu bringen. Durch dieses Bestreben wird zwar die photonastische Reaktion, und somit die Schlafbewegung, nicht verhindert, jedoch bis zu einem gewissen Grad kompensiert und aufgehalten, da die reale Lage sich als Resultante aus den zusammenwirkenden Komponenten ergibt.[1]) Demgemäß wird beim Aufhören der heliotropischen Wirkung, also beim Verdunkeln, eine gewisse Senkung des Blattes eintreten, die ziemlich schnell beginnt und verläuft, weil auch die heliotropische Reaktion schon nach $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde bemerklich wird.

Die Schlafbewegungen werden also in ihrem Verlauf durch die einseitige Beleuchtung wohl etwas beeinflußt, aber nicht durch diese, sondern durch die allseitige Lichtschwankung erzeugt. Denn daß die Schlafbewegungen photonastische Reaktionen sind, ergibt sich u. a. daraus, daß sie auch in unserer Beleuchtung mit Tantallicht zustande kommen, obgleich darin die Oberseite und Unterseite des Gelenks ungefähr gleich stark beleuchtet sind, und daß sie ferner auch dann fortdauern, wenn durch Beschatten der Oberseite dafür gesorgt ist, daß diese nicht mehr oder sogar weniger Licht erhält als die Unterseite des Gelenks. Um eine solche Beleuchtung herzustellen, binde ich einen Streifen von schwarzem Stoff, der etwas breiter ist als das Gelenk, mittelst Faden an der Oberseite des Blattstiels fest und schiebe das andere, freie Ende in den Raum zwischen Lamina und der in diese in passender Weise eingesteckte Glaskapillare (vgl. Fig. 2).[2]) Gibt man diesem Zwischenraum die richtige Weite, so ist erreicht, daß das Gelenk sich einkrümmen kann, und daß während der Bewegung der gleitende Zeugstreifen dem Gelenk anliegend bleibt. Dabei zeigt schon der Augenschein, daß die Oberseite des Gelenks jedenfalls nicht stärker beleuchtet ist als die Unterseite und daß jene weniger Licht empfängt als die Unterseite, wenn man etwas schwarze Watte zwischen Gelenk und Zeugstreifen anbringt.

Nach solcher Beschattung der Oberseite des Gelenks werden die Schlafbewegungen im Tageswechsel in dem üblichen Rhythmus fortgesetzt und bei Phaseolus vitellinus erheben sich die Primärblätter bis zur Horizontallage, um weiterhin in ähnlicher Weise

1) Über den heliotropischen Einfluß auf die Lage der Blättchen von Albizzia lophantha vgl. S. 326.

2) Bei solchen Versuchen bringt man den zum Festhalten des Blattstiels dienenden Draht (vgl. Fig. 2 S. 267) besser auf der Unterseite des Blattstiels an.

in der Tagstellung zu verharren und in die Nachtstellung überzugehen, wie es die bei Tantalbeleuchtung gewonnenen Kurven zeigen (Fig. 22, 24, 28). Bei Phaseolus Tausend für Eine und bei Phaseolus helvolus pflegen aber die Primärblätter 30—45 Grad unter der Horizontalen zu bleiben, so daß die Amplitude der Schlafbewegungen wesentlich geringer ausfällt. Es ist dieses aus der von demselben Blatt von Phaseolus Tausend für Eine gelieferten Kurve der Fig. 21 (S. 344) zu ersehen, deren linke Partie bei Beschattung der Oberseite des Gelenks, deren rechte Partie nach Entfernung des Zeugstreifens geschrieben wurde. Daß bei Beschattung des Gelenks das Blatt sogleich nach der höchsten Erhebung die Senkung begann, also nicht, wie es die rechte Partie der Kurve zeigt, am Tage längere Zeit um eine Horizontallage oszillierte, hängt wohl damit zusammen, daß in diesem Versuche die Beschattung sehr ansehnlich war, daß also infolge der relativ starken Beleuchtung der Gelenkunterseite eine heliotropische Wirkung eintrat, die vom Beginn des Tages ab auf die Senkung des Blattes hinarbeitete. Wenigstens wurde in einem anderen Versuche mit dem Primärblatt von Phaseolus Tausend für Eine, bei mäßiger Beschattung der Gelenkoberseite, eine Kurve erhalten, deren Verlauf während der Tageszeit etwa die Mitte hielt zwischen der in der linken und rechten Partie der Fig. 21 wiedergegebenen Kurve.

Bei Phaseolus vitellinus wirkt die Beschattung der Gelenkoberseite in analoger Weise, aber in einem viel geringeren Grade, und dem entspricht es, daß das Blatt mit beschatteter Gelenkoberseite eine Kurve liefert, die ähnlich ausfällt wie die bei Tantalbeleuchtung registrierten Kurven (Fig. 22, 24, 28). Deshalb und weil sich das Blatt bis zur Horizontallage erhebt, ist Phaseolus vitellinus zu Versuchen bei künstlicher Beleuchtung viel besser geeignet als es Phaseolus Tausend für Eine und Phaseolus helvolus sind, deren Blätter nur bis zu einer stark geneigten Lage emporsteigen.

Wie schon bemerkt wurde, ist, infolge der heliotropischen Orientierung, bei dem Verdunkeln eine Senkung des Blattes zu erwarten, die um so ansehnlicher ausfallen wird, je mehr das Blatt durch die heliotropische Wirkung über die außerdem angestrebte Gleichgewichtslage gehoben ist. Dementsprechend erhielt ich schon am Vormittag bei Verdunklung von Phaseolus Tausend für Eine und Phaseolus helvolus im Laufe von 1—2 Stunden eine Senkung des Primärblattes von 25—50 Grad, während bei Phaseolus vitellinus diese

Senkung nur 10—25 Grad betrug und zuweilen ganz fehlte. Diese Senkungen pflegen in den Nachmittagsstunden im allgemeinen etwas ansehnlicher auszufallen, weil das Blatt infolge seiner Schlafbewegungen mehr und mehr eine abwärts geneigte Lage anzunehmen strebt. Daß es sich dabei aber um die Ausgleichung der heliotropischen Hebung handelt, ergibt sich daraus, daß Verdunklung bei den in Tantalbeleuchtung befindlichen Pflanzen keine Blattsenkung hervorruft, und daß diese auch bei den am Tageslicht gehaltenen Pflanzen ausbleibt, wenn die Oberseite des Gelenkes durch einen Zeugstreifen beschattet ist. Ferner tritt beim Verdunkeln nicht eine Senkung, sondern eine Hebung des Blattes ein, wenn durch eine genügend starke einseitige Beleuchtung der Gelenkunterseite erzielt ist, daß das Blatt unter die im Dunkeln anzunehmende Gleichgewichtslage geneigt ist.

Meine früheren[1]) Beobachtungen, daß bei den am Tageslicht befindlichen Pflanzen von Phaseolus die Verdunklung eine Senkung des Blattes hervorruft, sind also vollkommen richtig; jedoch habe ich darin gefehlt, daß ich diesen Erfolg als eine photonastische Reaktion ansah. Ich glaubte hierzu berechtigt zu sein, weil ich mit der seinerzeit benutzten Rasse von Phaseolus vulgaris beim Verdunkeln in der Regel Blattsenkungen von 20—40 Grad erhielt und zwar auch dann, wenn sich die Pflanzen im diffusen Licht eines Zimmers oder eines Gewächshauses befanden. Unter diesen Bedingungen aber hielt ich es für ausgeschlossen, daß eine der beobachteten Senkung entsprechende Hebung des Blattes durch die mir an sich bekannte und in Erwägung gezogene heliotropische Reaktionsfähigkeit erzielt werden könne.[2]) Auf Grund dieser irrigen Annahme wurde ich dann zu dem Schlusse gedrängt, daß die abendliche Senkung des Blattes von Phaseolus durch die Verdunklung bewirkt, und daß die ansehnlichere Bewegungsamplitude der Schlafbewegungen von Phaseolus allmählich durch das Zusammenwirken der Nachschwingungen und der neuen photonastischen Wirkungen zustande komme.

In etwas kann dieser Irrtum wohl damit entschuldigt werden, daß die wahren Verhältnisse ohne die Selbstregistrierung der Be-

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 72.

2) So ist u. a. auch in den Period. Bewegungen 1875, S. 102 auf die Folgen der einseitigen Beleuchtung hinter einem Fenster hingewiesen. Vgl. diese Abhandlung S. 362.

wegungen und ohne die ausgedehnte Anwendung von künstlicher Beleuchtung nicht leicht zu erkennen sind. Ohnehin tritt es bei der üblichen Verdunklung der am Tageslicht befindlichen Pflanzen nicht hervor, daß die Erhellung die Senkung des Blattes bewirkt, weil diese Reaktion erst nach vielen Stunden, also erst gegen Abend, eintritt. Andererseits vermochte ich auch durch meine neuen Untersuchungen nur wahrscheinlich zu machen, daß die Verdunklung nach längerer Zeit eine gewisse Hebung des Blattes zur Folge hat. Durch diese lange Latenzzeit unterscheiden sich aber die photonastischen Reaktionen von den heliotropischen, deren schneller Eintritt es mit sich bringt, daß die von ihnen abhängige Blattsenkung schon 15—30 Minuten nach der Verdunklung in Gang ist und nach 1—2 Stunden ihren Maximalwert erreicht.

Mit Hilfe der Registrierung ließ sich auch im näheren feststellen, daß die Verdunklung (ebenso die Erhellung) sogleich und im Laufe von 2—3 Stunden keinen merklichen Effekt haben, daß also durch diesen Lichtwechsel keine merkliche Störung in der Kurve eintritt, die durch die autonome Bewegungstätigkeit geschrieben wird. Ein solches Resultat wurde nicht nur bei Tantalbeleuchtung, sondern auch im Tageslicht erhalten, sofern die Oberseite des Gelenks in richtiger Weise beschattet war. Da derselbe Erfolg bei allmählichem und plötzlichem Verdunkeln oder Erhellen beobachtet wurde, so ist damit angezeigt, daß durch den plötzlichen Lichtwechsel eine besondere Reizreaktion, wenigstens in ansehnlicher Weise, nicht ausgelöst wird. Das geschah in auffälliger Weise auch nicht, als die bis dahin verdunkelten Pflanzen hinter einem Südfenster plötzlich den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt wurden. Denn unter diesen Umständen wurde, ohne eine Zwischenreaktion, sehr bald der Beginn der positiv heliotropischen Einkrümmung des Gelenks bemerklich. In dieser Weise verhielten sich sowohl Phaseolus vitellinus als auch Phaseolus Tausend für Eine, eine Pflanze, die eben nur schneller reagierte. Beiläufig sei bemerkt, daß die letztgenannte Rasse, und noch mehr Phaseolus helvolus, auch auf mechanische Erschütterungen viel ansehnlicher reagieren als Phaseolus vitellinus. Bei den zuerst genannten Pflanzen, besonders bei Phaseolus helvolus, wurde nämlich, bei wiederholtem Stoßen oder Hin- und Herbiegen der Blätter, in 10—15 Minuten eine Senkung bis zu 60 Grad be-

obachtet, während die Senkung bei gleicher Behandlung der Primärblätter von Phaseolus vitellinus nur gering ausfiel.

Aus dem Gesagten ist auch zu entnehmen, wie sich der Verlauf der Schlafbewegungen, soweit nur die Beleuchtungsverhältnisse in Betracht kommen, in der Natur gestaltet. Zunächst bringt es die langsame Reizwirkung der Erhellung, durch welche die abendliche Senkung sowie die Wiedererhebung des Blattes bis zum Morgen verursacht werden, mit sich, daß sich der Verlauf der Tageskurve bei Phaseolus (Fig. 21) im allgemeinen regelmäßiger gestalten wird als bei den Blättchen von Albizzia und Mimosa, bei denen infolge der kurzen Latenzzeit, durch jede ansehnlichere Lichtschwankung eine gewisse Ablenkung bewirkt wird. Ferner beschleunigt bei diesen Blättchen die photonastische Wirkung der Erhellung am Morgen den Übergang in die Tagstellung, während das bei den Blättern von Phaseolus nicht (oder untergeordnet) der Fall ist. Indes übt auch bei diesen die Orientierungswirkung der Beleuchtung einen gewissen Einfluß aus, der je nach den individuellen Eigenschaften sowie nach Standorts- und Beleuchtungsverhältnissen usw. verschieden ausfällt, jedoch häufig nur einen mäßigen Wert erreicht. Andererseits hängt es nicht allein von dieser heliotropischen Wirkung ab, daß sich das Blatt während des Tages längere Zeit annähernd auf einer horizontalen Mittellage erhält, da ein solcher Verlauf bis zu einem gewissen Grade auch bei Ausschaltung der einseitigen Beleuchtung beobachtet wird. Immerhin ist es eine Folge der heliotropischen Orientierung, daß die Verdunklung gewöhnlich eine gewisse Senkung der Blätter von Phaseolus hervorruft. Da aber die abendliche Senkung der Blätter eine gewisse Zeit nach der Erhellung am Morgen eintritt, so wird die Zeit des Eintritts der Schlafstellung auch bei den Blättern von Phaseolus mit der Jahreszeit etwas verschoben. Übrigens reicht die geringere Beleuchtung an trüben Tagen gewöhnlich aus, um zu bewirken, daß die Blätter von Phaseolus volle Nachtstellung einnehmen und daß diese fast zu derselben Zeit eintritt, wie an einem gleichlangen hellen Tage.

Daß und in welchem Sinne unter den natürlichen Verhältnissen der Verlauf der Schlafbewegungen durch die übrigen Bedingungen und den Wechsel dieser beeinflußt wird, haben wir hier nicht zu diskutieren.[1]) Jedoch sollen einige Versuche mit-

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. 2. Aufl. Bd. II, S. 501.

geteilt werden, die in bezug auf den Einfluß des Temperaturwechsels in der Art angestellt wurden, daß die Temperatur des Versuchszimmers in der S. 291 angegebenen Weise gesteigert und erniedrigt wurde. Wenn nun auch die durch den Thermographen registrierte Zimmertemperatur nicht exakt den Temperaturgang in den zwischen den Küvetten (Fig. 7 und 8 S. 288) befindlichen Blättern anzeigt, so verläuft dieser doch jedenfalls in dem gleichen Sinne und dürfte, nach den Beobachtungen an einem in der Nähe der Blätter hängenden Thermometer, nicht sehr von den Angaben des Thermogramms abweichen.

Betrachten wir zunächst die Kurve (Fig. 27), die von einem der Primärblätter einer Pflanze von Phaseolus multiflorus geschrieben wurde, welche bis zu dem Ausklingen der Tagesperiode bei konstanter Temperatur in kontinuierlicher Beleuchtung gehalten worden war, und dann am 16. 2. von 2 Uhr Nachmittags ab, während sie beleuchtet blieb, einem Temperaturwechsel unterworfen wurde. Nachdem sich die erste Steigerung in 18 Stunden abgespielt hatte, gingen Abfall und Erhöhung der Temperatur in einem 12 : 12stündigen Rhythmus vor sich. Wie man sieht, wird hierdurch eine in demselben Rhythmus verlaufende Bewegungstätigkeit und zwar in der Weise erweckt, daß dem Ansteigen der Temperatur die Senkung, dem Abfall der Temperatur die Hebung des Blattes entspricht. Die erhebliche Zunahme der Bewegungsamplitude bei der zweiten Blattsenkung dürfte wohl die Folge einer Akkumulation (S. 350) sein, obgleich sich dieses deshalb nicht bestimmt behaupten läßt, weil sich der erste Anstieg der Temperatur in einem etwas größeren Zeitraum vollzog. In sehr bestimmter Weise macht sich aber eine Nachschwingung der durch den Temperaturwechsel induzierten Bewegungsperiodizität darin geltend, daß noch zwei, annähernd in demselben Rhythmus verlaufende, abnehmende Oszillationen zu bemerken sind, nachdem die Temperatur von 12 Mittags (am 19. 2.) ab fast konstant geblieben ist.

Bei der Beurteilung dieser Kurve ist zu beachten, daß der Abstand zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung etwas größer war, als bei den Versuchen mit Phaseolus vitellinus, und daß deshalb dem ziemlich ansehnlichen Ausschlag in der Kurve nur eine Winkelbewegung von ca. 40 Grad entspricht. Folglich führte dieses Blatt, wie der bis 2 Uhr Nachmittags am 16. 2. geschriebene

Kurventeil zeigt, bei konstanter Beleuchtung autonome Oszillationen von geringerer Amplitude aus, als das Primärblatt von Phaseolus vitellinus. Vielleicht hängt dieses mit der geringeren Amplitude

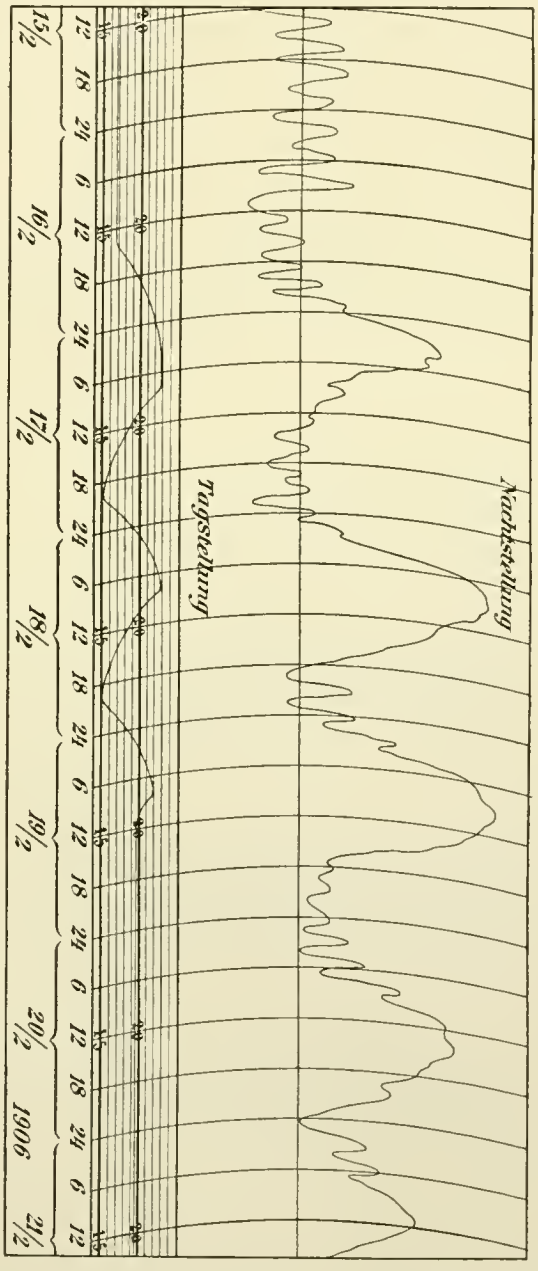


Fig. 27.

Phaseolus multiflorus. Die am Tageswechsel erwachsene Pflanze wurde vom 10. 2. 1906 ab in Dauerbeleuchtung (zusammen 4 Tantallampen) und bei konstanter Temperatur gehalten. Nachdem die Nachschwingungen der Tagesperiode geschwunden waren, wurde sie einem Temperaturwechsel unterworfen, der aus der Thermographenkurve zu ersehen ist, die unter der Bewegungskurve des Blattes angegliedert ist. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung 29 mm. Abstand zwischen Gelenk und Glaskapillare 10 mm. Schreibhebel 80 : 160 mm. — Auch das andere Primärblatt dieses Individuums, dessen Bewegungen gleichzeitig registriert wurden (vgl. Fig. 5, S. 275) lieferte eine ähnliche Kurve. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

der Schlafbewegungen zusammen, bei denen sich dieses Primärblatt von Phaseolus multiflorus nur bis zu ca. 60 Grad unter die Horizontale senkte (vgl. S. 343, 374).

Ein analoges Resultat lieferte auch ein Versuch mit 2 Primärblättern von Phaseolus vitellinus, der in derselben Weise und bei ähnlichen Temperaturschwankungen ausgeführt, aber ohne Verfolg der Nachschwingungen abgebrochen wurde. Unsere Erfahrungen stimmen also nicht mit den Schlußfolgerungen Josts[1], nach denen gerade umgekehrt die Temperatursteigerung eine Hebung, der Temperaturabfall eine Senkung der Blätter von Phaseolus multiflorus verursachen soll. Ob diese Differenz auf den etwas anderen Versuchsbedingungen beruht (Jost benutzte im Dunkeln entwickelte Blätter und Temperaturschwankungen bis zu 15 ° C, die sich stellenweise wohl über das Temperaturoptimum bewegten), vermag ich nicht zu entscheiden. Übrigens können die Kurvenstücke, die Jost auf Grund von einer beschränkten Zahl von Ablesungen konstruierte, die nur während der Tageszeit angestellt wurden, nicht als überzeugende Argumente für die Auffassung Josts angesehen werden.

Da nach unseren Erfahrungen sowohl auf Erhellung als auch auf Temperatursteigerung nach längerer Zeit die Senkung des Blattes erfolgt, so werden sich diese Faktoren in der Natur gewöhnlich unterstützen.[2]) Falls aber einmal diese Faktoren antagonistisch zusammengreifen, so wird die Bewegung gewöhnlich in der Hauptsache durch den Beleuchtungswechsel bestimmt werden, da dieser eine stärkere Reizwirkung ausübt. Das zeigt auch die Kurve Fig. 28, die von dem Primärblatt einer Pflanze von Phaseolus vitellinus geschrieben wurde, welche zunächst bis zum Ausklingen der Tagesperiode in Dauerlicht blieb und dann gleichzeitig einem 12 : 12stündigen Beleuchtungswechsel, sowie einem Temperaturwechsel in der Art unterworfen wurde, daß beim Verdunkeln die Erhöhung, beim Erhellen der Abfall der Temperatur begann. Obgleich diese antagonistischen Temperaturänderungen bis 4, 5 ° C. betrugen, wurde die Tagesperiode in der Hauptsache in der Weise induziert und fortgeführt, wie es dem Beleuchtungswechsel entspricht. Wenn nun auch ansehnlichere Temperatur-

1) Jost, Jahrb. f. wiss. Botanik 1898, Bd. 31, S. 377. — Nach Kosanin (Über d. Einfluß von Temperatur und Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter 1905, S. 20) tritt bei Steigerung der Temperatur über das Optimum eine Erhebung der Mittellage der Blätter von Phaseolus multiflorus ein. Über Albizzia vgl. S. 330.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. II, S. 497.

schwankungen gelegentlich größere Störungen hervorrufen dürften, so werden doch die Schlafbewegungen in der Regel bald wieder in den dem Beleuchtungsrhythmus entsprechenden Gang gebracht werden.

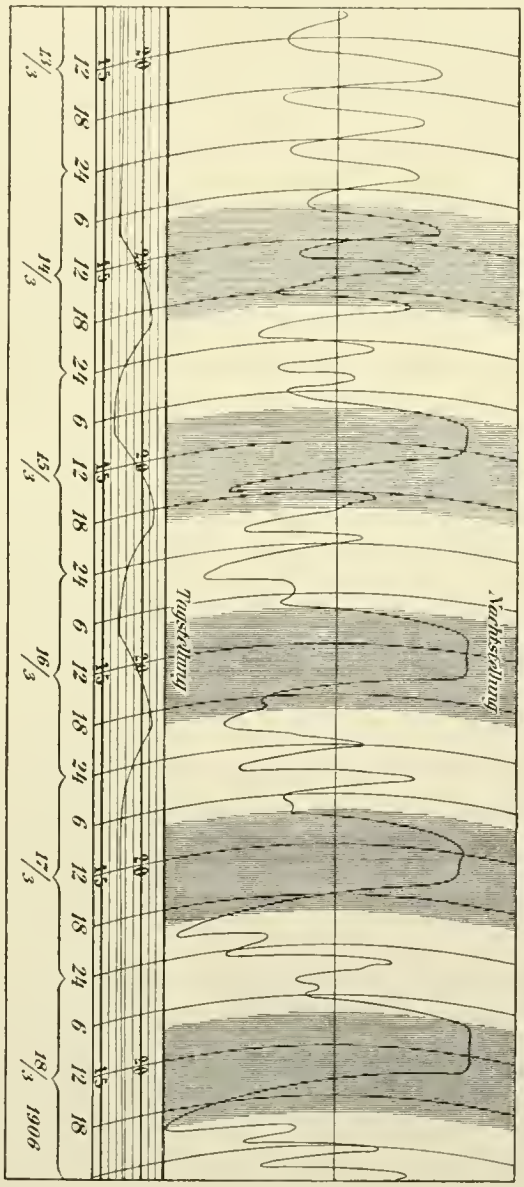


Fig. 28.

Phaseolus vitellinus. Die im Gewächshaus erwachsene Pflanze kam am 9. 3. 1906 bei konstanter Temperatur in künstliche Beleuchtung, wurde vom 14. 3. ab, so wie es im Text angegeben ist, einem antagonistisch wirkenden Beleuchtungs- und Temperaturwechsel ausgesetzt, und vom 17. 3. mittags ab, bei Fortdauer des Beleuchtungswechsels, in konstanter Temperatur gehalten. Entfernung zwischen Gelenkbasis und Fadenanheftung 23 mm. Distanz von Gelenk bis Glaskapillare 9 mm. Schreibhebel 80 : 160 mm. $^2/_3$ der natürlichen Größe.

Beachtet man, daß die durch eine Temperaturschwankung ausgelöste Reaktion erst nach längerer Zeit eintritt, so ist es begreiflich, daß man keine erhebliche Reaktion erhält, wenn man eine Temperaturschwankung von 5—6° C anwendet, aber nur

während 2—3 Stunden beobachtet.[1]) Bei Ausdehnung der Versuchszeit wird aber voraussichtlich, besonders bei den im Dunkeln oder in kontinuierlicher Beleuchtung befindlichen Pflanzen, schon eine Temperaturveränderung von 1° C. eine merkliche Bewegungsreaktion hervorrufen. Auch ist es wohl möglich, daß noch geringere Temperaturschwankungen eine erhebliche Verlängerung der Nachschwingungszeit veranlassen, wenn sie sich in einem solchen Rhythmus wiederholen, daß durch ihre Reizwirkung die Nachwirkungsbestrebungen unterstützt werden (vgl. S. 314).

Aus den mitgeteilten Untersuchungen ergibt sich wohl, daß auch durch den Temperaturwechsel eine rhythmische Bewegungstätigkeit veranlaßt werden kann, doch bleiben im näheren eine Reihe von Fragen offen, die auch in bezug auf die Wirkungsweise des Lichtes gestellt wurden oder zu stellen sind. So ist noch nicht entschieden, ob ein plötzlicher Temperatursprung ebenso wirkt, wie ein allmählicher Übergang, und außerdem ist die thermonastische Latenzzeit näher zu bestimmen. Ferner ist es z. B. noch eine offene Frage, ob, wie es scheint, es sich auch bei den durch den Temperaturwechsel ausgelösten Bewegungen um transitorische Oszillationen handelt und ob sowohl der Abfall, als auch die Zunahme der Temperatur oder ob nur eine dieser Veränderungen als Reize wirksam sind.

Über die Bedeutung der geotropischen Induktion siehe § 14. Über das Verhalten bei mechanischer Hemmung der angestrebten Bewegungen siehe § 14, 20.

Nach den anderweitigen Erfahrungen (vgl. § 15) kann man nicht von vornherein annehmen, daß die Blätter aller Phaseoleen oder die verschiedenwertigen Gelenke eines Blattes in bezug auf die Schlafbewegungen übereinstimmen. Doch verhält sich bei den von mir untersuchten Arten von Phaseolus das Laminargelenk der gedreiten Blätter wie das der Primärblätter. Wenigstens ergaben die Blättchen der gedreiten Blätter dieselbe Reaktion wie die

1) Auf solche Erfahrungen gründet sich meine Angabe in den Periodischen Bewegungen 1875, S. 122, 134, daß Temperaturänderungen geringen Einfluß auf die Laubblätter ausüben.

Primärblätter, wenn sie vor und nach dem Bedecken der Oberseite des Laminargelenks verdunkelt wurden (vgl. S. 363).

Die an der Basis der Blattstiele befindlichen Gelenke arbeiten aber insofern anders, als sie durch ihre Tätigkeit am Abend eine Hebung herbeiführen, die bis gegen Morgen fortdauert, wo dann eine schnellere Senkung des Blattstiels eintritt. Daß auch diese Bewegungen bei kontinuierlicher Beleuchtung aufhören, habe ich in einem Versuche konstatiert, bei dem nur der Blattstiel eines der Primärblätter fixiert, der des andern aber frei gelassen war. Übrigens stieg die Bewegungsamplitude eines Blattstiels bei Phaseolus helvolus und Tausend für Eine gewöhnlich nicht über 30 Grad und fiel bei Phaseolus vitellinus, und besonders bei Phaseolus multiflorus, geringer und zum Teil viel geringer aus. Zudem vermindern sich diese Bewegungen mit dem Alter, so daß sie bei den Blattstielgelenken von Phaseolus multiflorus schließlich nahezu schwinden.

Mit den Schlafbewegungen der früher (S. 342) genannten Arten stimmen in formaler Hinsicht diejenigen der anderen Phaseoleen überein, die ich nebenbei ansah (Vigna capensis Walp.; Soja hispida Mönch; Dolichos spec.; Erythrina spec. usw.). So fand es auch Ch. Darwin[1]), nach dessen Beobachtungen aber bei Phaseolus Roxburghii sich am Abend nur die Blättchen der gedreiten Blätter senken, während sich die Primärblätter erheben. Ferner tritt nach Darwin (l. c. S. 314) bei Amphicarpaea monoica Abends nicht eine Hebung, sondern eine Senkung des primären Blattstiels ein.

Ob sich in bezug auf das Reaktionsvermögen Differenzen finden, vermag ich nicht zu sagen. Denn wenn auch z. B. bei den Blättern von Soja hispida durch Verdunklung (im Freien) eine ziemlich starke Senkungsbewegung hervorgerufen wird, so folgt daraus noch nicht, daß sie sich dem durch die Blättchen von Albizzia repräsentierten Typus anschließen. Es sei deshalb auch nur erwähnt, daß der Blattstiel der Primärblätter von Phaseolus Tausend für Eine, nach einem Registrierversuch, augenscheinlich ziemlich stark auf Verdunklung und Erhellung reagiert.

Ohne Frage gibt es auch noch andere Phaseoleen, die sich ebensogut zu Studien über die Schlafbewegungen eignen würden,

1) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen d. Pflanzen 1881, S. 313.

wie die von uns benutzten Pflanzen (S. 342). Das gilt auch in bezug auf die Kulturrassen von Phaseolus vulgaris, unter denen z. B. die als non plus ultra und als Hybrides Riesenbuntsamige bezeichneten sich ähnlich verhielten wie Phaseolus vitellinus. Übrigens fand ich bei allen den von mir angesehenen (allerdings nicht zahlreichen) Rassen von Phaseolus vulgaris schöne Schlafbewegungen, die schon an den noch unausgewachsenen Primärblättern begannen und sich zu jeder Jahreszeit, auch im Winter bei der Kultur in dem Gewächshaus, einstellten. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß sich gewisse Rassen anders verhalten. Doch wäre es auch möglich, daß eine bestimmte Kombination von Außenbedingungen es mit sich brachte, daß Darwin (l. c. p. S. 313) die Schlafbewegungen der Blätter von Phaseolus vulgaris erst in der späteren Jahreszeit eintreten sah.

Die Existenz von individuellen Eigentümlichkeiten zeigte, und zwar in auffälliger Weise, Phaseolus multiflorus. Denn aus demselben Samenmaterial, und bei gleichen Kulturbedingungen, erhielt ich Pflanzen, von denen die einen recht ansehnliche, die andern nur sehr geringe Schlafbewegungen der Primärblätter ausführten. Deshalb, und weil ohnehin sich die Primärblätter, auch im günstigsten Falle, nicht vollständig senkten, habe ich Phaseolus multiflorus nur zu einigen Versuchen benutzt (vgl. S. 343).

§ 9. Versuche mit dem Blattstiel von Lourea vespertilionis Desv.

Die Blattstiele dieser Papilionacee werden, ähnlich wie die von Phaseolus (vgl. S. 373), durch die gegen Abend beginnende Hebung während der Nacht in die höchste Lage gebracht und senken sich dann am Morgen, um früher oder später am Tage die tiefste Lage zu erreichen, in der sie am Tageslicht längere oder kürzere Zeit verharren. Je nach Alter und Verhältnissen nähern sich die Blattstiele in dieser gesenkten Lage zum Teil der Horizontalen, während sie in der Nachtstellung mit dem Stengel einen Winkel von 30—50 Grad bilden. Mit Phaseolus stimmt unsere Pflanze auch darin überein, daß die etwas sichelförmige Blattlamina, die viel breiter als lang ist, sich, analog wie die Lamina der Primärblätter von Phaseolus, am Abend senkt und gegen Morgen erhebt.

Die benutzten Exemplare von Lourea blieben selbst bei

einer vierwöchentlichen Versuchszeit in künstlicher Beleuchtung (mit zusammen 4 Tantallampen) vollkommen frisch und gesund und erwiesen sich auch darin sehr akkomodationsfähig, daß sie sogar im Winter hinter einem Zimmerfenster sich erhielten und weiter wuchsen. Dieser Eigenschaften halber würde Lourea ein sehr brauchbares Versuchsobjekt sein, wenn nicht die stark heliotropischen Blattstiel- und Laminargelenke[1]) die unangenehme Eigenschaft hätten, sehr ansehnliche Seitenbewegungen auszuführen. Diese fallen bei Tantalbeleuchtung wohl deshalb größer aus als im Tageslicht, weil in diesem eine Orientierungswirkung auf die Erhaltung einer bestimmten Lage und Bewegungsebene hinarbeitet. Da aber so ansehnliche Abweichungen aus der Vertikalebene den Verlauf der registrierten Kurven störend beeinflussen, habe ich mit dem Blattstiel dieser Pflanze nur eine geringe Zahl von Versuchen angestellt. Denn der Umstand, daß der Blattstiel bei den Schlafbewegungen gewöhnlich nur Exkursionen von 30—50 Grad ausführt, würde kein Hindernis sein, dieses an sich interessante Objekt näher zu studieren, da man durch Vergrößerung des Abstands zwischen Gelenkbasis und Anheftepunkt des Verbindungsfadens, sowie nötigenfalls durch die Steigerung der Hebelvergrößerung des Schreibzeigers, einen genügenden Ausschlag der Schreibspitze herbeiführen kann. Auch sind Verwicklungen des Verbindungsfadens mit den übrigen Blättern leicht zu vermeiden, indem man diese entsprechend festbindet oder nötigenfalls entfernt.

Nach unseren Erfahrungen stimmt der Blattstiel von Lourea, den wir hier allein im Auge haben, mit der Lamina des Primärblattes von Phaseolus darin überein, daß bei beiden die Erhellung eine Senkung hervorruft. Da diese aber bei Lourea schneller eintritt, so wird die tiefste Lage bei dem Blattstiel von Lourea schon vor Eintritt der Dunkelheit, bei dem Primärblatt von Phaseolus erst in der Nacht erreicht. Darin, daß Verdunklung, und zwar ziemlich bald, eine Hebung des Blattstiels veranlaßt, weicht aber Lourea von Phaseolus ab, wenn auch nur in quantitativer Hinsicht, da nach der Verdunklung, vielleicht nach längerer Latenzzeit, eine schwache Hebung anscheinend auch bei dem Blatte von Phaseolus erfolgt (S. 352). Demgemäß hat das Reaktionsvermögen des Blattstiels von Lourea mit dem der Blättchen von Albizzia und Mimosa das

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 622.

gemeinsam, daß sowohl Zunahme wie Abnahme des Lichts als Bewegungsreiz wirken. Außerdem nimmt aber der Blattstiel von Lourea eine Zwischenstellung darin ein, daß die Latenzzeit zwar kürzer als bei dem Primärblatt von Phaseolus, aber viel länger als bei den Blättchen von Albizzia und Mimosa ist. Ob vielleicht, wie es möglich ist, bei den Blattstielgelenken von Phaseolus ähnliche Verhältnisse und weitere Bindeglieder zu finden sind, muß durch nähere Untersuchungen entschieden werden.

Im übrigen wurden auch bei dem Blattstiel von Lourea bei kontinuierlicher Beleuchtung die Tagesbewegungen eingestellt, und zwar so bald, daß nur während 1—2 Tagen schwache Nachschwingungen zu bemerken waren (vgl. die Erklärung zu Fig. 29). Die nun bleibenden autonomen Bewegungen fielen in einem Teil der Versuche etwas ansehnlicher aus als in Fig. 29 (vom 2.—3. und vom 11.—12. Febr.), lieferten aber, wohl infolge der Seitenbewegungen, allgemein eine ziemlich unregelmäßige Kurve.

Mit einem 12 : 12stündigen, sowie mit einem 18 : 18stündigen Beleuchtungswechsel wird dann ein diesen Zeitmassen entsprechender Bewegungsrhythmus hervorgerufen, dessen Kurve voraussichtlich regelmäßiger verlaufen würde, wenn sie nicht ebenfalls durch die Seitenbewegungen des Blattstiels alteriert würde (vgl. Fig. 29 *A* und *B*). Wie die Kurve Fig. 29 zeigt, wird nach der kontinuierlichen Beleuchtung durch die erste Verdunklung sowohl am 4./2., als auch am 13./2. eine ansehnliche Senkung der Kurve, also eine Hebung des Blattstiels bewirkt, die in beiden Fällen ziemlich bald nach der Lichtentziehung beginnt. Diesem Reaktionsvermögen entsprechend wird auch bei der am Tageswechsel befindlichen Pflanze eine erhebliche Hebung des Blattstiels hervorgerufen, wenn man etwa um 10 Morgens verdunkelt.

Dem angedeuteten Verhalten entspricht auch der Verlauf der in künstlicher Beleuchtung und der am Tageswechsel geschriebenen Kurven. In beiden Fällen wird die höchste Erhebung des Blattstiels in der Dunkelzeit erreicht, und öfters beginnt erst mit der Erhellung die Senkung des Blattstiels. Daß diese teilweise auch schon vor der Erhellung einsetzt, ist dadurch verständlich, daß es sich bei der Reaktion um eine transitorische Ablenkung aus der Gleichgewichtslage handelt. Ebenso ist die Tatsache aufzufassen, daß die Hebung nicht selten schon während der Beleuchtungszeit beginnt. Daß der Blattstiel am Tageslicht zu-

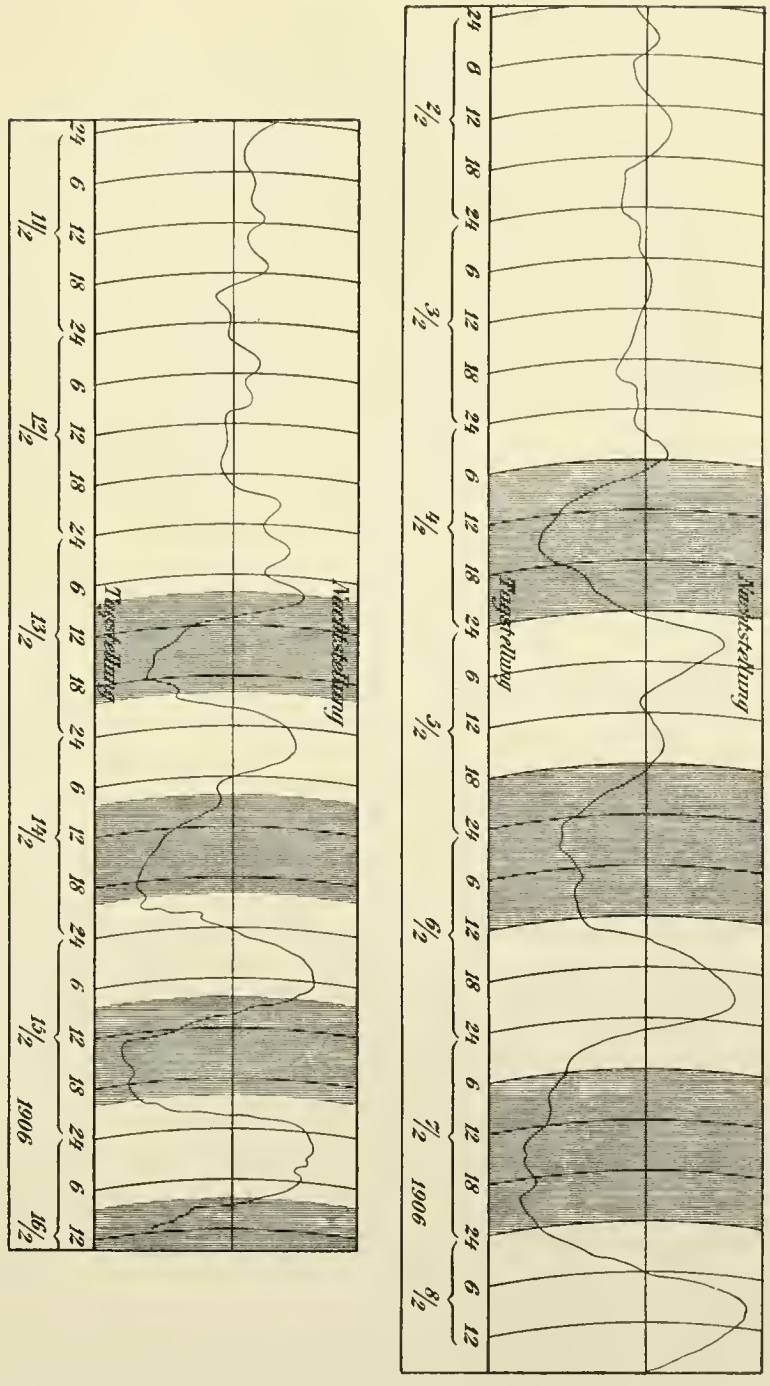


Fig. 29 *A* und *B*.

Benutzt wurde ein mäßig altes Blatt eines etwa 180 mm hohen Sprosses. Die Pflanze kam am 29. 1. 1906 Abends aus dem Südhaus in das Versuchszimmer (vgl. S. 305), blieb bis zum nächsten Morgen im Dunkeln und wurde dann von 6 Morgens ab kontinuierlich beleuchtet. Nachschwingungen waren nur am 30. 1. und 31. 1. zu bemerken, sind also in dem vom 2. 2. an reproduzierten Kurventeil nicht mehr vorhanden. Nach dem dann eingeführten 18 : 18stündigen Beleuchtungswechsel blieb die Pflanze am 7. 2. von 12 Nachts ab, wiederum in kontinuierlicher Beleuchtung. In Fig. 29 *B* ist aber nur der vom 11. 2. ab geschriebene Kurventeil geboten. Distanz von Blattstielbasis bis Anheftepunkt des Fadens 27 mm. Schreibhebel 80 : 160 mm. Temp. 18,0—18,3° C. $^2/_3$ der natürl. Größe.

weilen längere Zeit annähernd in derselben gesenkten Lage verharrt, dürfte wohl eine Folge der heliotropischen Orientierungswirkung sein (vgl. S. 362).

§ 10. Versuche mit dem primären Blattstiel von Mimosa Speggazzinii Pirotta und Mimosa pudica L.

Versuche bei künstlicher Beleuchtung habe ich nur mit dem Blattstiel von Mimosa Speggazzinii angestellt, doch soll nebenbei auch Mimosa pudica berücksichtigt werden, die nach den vorliegenden Erfahrungen offenbar auch in bezug auf die Schlafbewegungen in der Hauptsache mit Mimosa Speggazzinii übereinstimmt.[1]) Ich hielt mich an diese Art, weil sie nicht so leicht durch Erschütterungen gereizt wird und zudem resistenter ist, als Mimosa pudica. In der Tat wurden Exemplare von Mimosa Speggazzinii, die in der S. 266 und 336 angegebenen Weise vorbehandelt waren, noch ganz wohl gefunden, nachdem sie 3 bis 4 Wochen in Tantalbeleuchtung zugebracht hatten.[2]) Arbeitet man bei 17—19° C, einer Temperatur, bei der die Schlafbewegungen auf das beste vor sich gehen, so ist eine Reizung durch Erschütterungen nicht zu befürchten. Eine Reizauslösung durch den plötzlichen Lichtwechsel, die bei dem Blattstiel von Mimosa Speggazzinii leichter vorkommt, als bei den Blättchen dieser Pflanze, ist aber schon ausgeschlossen, wenn man die Zeit des Beleuchtungswechsels auf $^1/_4$ Stunde ausdehnt.

In der Regel wurden Blattstiele jüngerer oder mittelalter Blätter von Stecklingspflanzen angewandt, deren Sproß eine Höhe von 160—200 mm erreicht hatte. Über das Bandagieren ist das Nötige S. 266 gesagt[3]) und S. 278 ist ferner darauf hingewiesen, daß der Kurvenausschlag nicht zu sehr von der Winkelbewegung des Blattstiels abweicht, weil sich dieser bei den Tagesbewegungen gewöhnlich nicht über 40—50 Grad über die Horizontale bewegt. Eine gewisse Störung, die aber gewöhnlich nur gering ist, und jedenfalls den Hauptcharakter der Kurve nicht beeinträchtigt, wird aber dadurch bewirkt, daß die Blattstiele bei dem Aufenthalt in der Tantalbeleuchtung Seitenbewegungen ausführen, die indes

1) Über die Blättchen beider Pflanzen vgl. S. 336.

2) Warum sich Mimosa Speggazzinii nicht ganz so gut bei Tantalbeleuchtung hält, wie Albizzia lophantha und Phaseolus vulgaris ist noch unbekannt (vgl. S. 301).

3) Eine Fixierung der sekundären Blattstiele, die zunächst ausgeführt wurde, ist aus den später anzuführenden Gründen nicht nötig. Übrigens wurden die Bewegungen der sekundären Blattstiele nicht näher verfolgt.

viel geringer sind als bei den Blattstielen von Lourea vespertilionis (S. 375). Obgleich also Mimosa Speggazzinii ein brauchbares Objekt ist, habe ich mit dieser Pflanze wegen der anderweitigen Inanspruchnahme der zur Verfügung stehenden Apparate, doch nur eine geringere Anzahl von Versuchen anstellen können.

Die Schlafbewegungen vollziehen sich bekanntlich bei beiden Arten in der Weise, daß sich der primäre Blattstiel gegen Abend senkt, schon vor Mitternacht die tiefste Lage erreicht, um dann bis zur höchsten Erhebung am Morgen zu steigen. Dabei ist es nebensächlich, daß, wie es die Kurven zeigen, der Blattstiel von Mimosa pudica (Fig. 30) sich zumeist ansehnlicher über die Lage erhebt, um die er weiterhin längere Zeit am Tage oszilliert, als bei Mimosa Speggazzinii (Fig. 31 *A* 8.—10. Juli), und daß bei letzterer die autonomen Oszillationen geringer zu sein pflegen, als bei Mimosa pudica.[1])

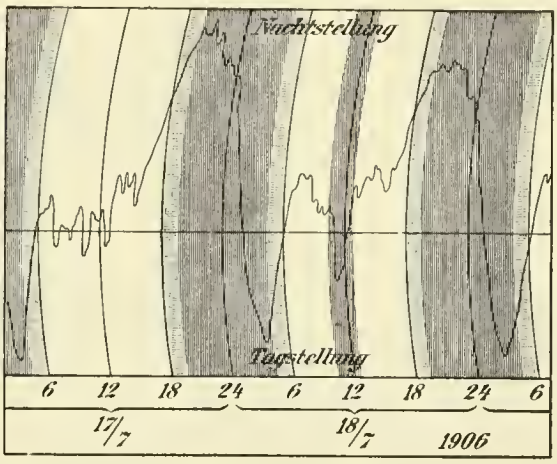


Fig. 30.

Mimosa pudica. Stück einer Kurve, die von dem primären Blattstiel eines kräftigen, mittelalten Blattes im Nordhäuschen geschrieben wurde. Apparat Nr. 3. Wetter ziemlich hell. Temperatur 18—23° C. Distanz von Gelenkbasis bis Fadenanheftung 24 mm. Schreibhebel 90 : 180 mm. Am 18. 7. wurde die Pflanze von $10\frac{1}{2}$ — $12\frac{1}{2}$ Vormittags verdunkelt (vgl. S. 303). $\frac{2}{3}$ der natürl. Größe.

Die auf Mimosa Speggazzinii bezügliche Kurve Fig. 31 zeigt ferner, daß die Nachschwingungen der Tagesperiode in kontinuierlicher Beleuchtung nur während zwei Tagen (11. 7. u. 12. 7.) deutlich hervortreten, und daß, in dem Maße wie diese schwinden, sich autonome Bewegungen von ansehnlicher Amplitude einstellen, die für einen Hin- und Hergang etwa 6—12 Stunden gebrauchen. Ein ähnliches Resultat ergaben auch die drei außerdem noch registrierten Kurven, von denen eine nur während eines Tages, eine andere aber während 3 Tagen

1) Ausführliche Beobachtungen und Kurven über die Schlafbewegungen von Mimosa pudica bei Millardet, Nouv. recherches s. l. périodicité d. l. tension 1869. Eine durch Selbstregistration gewonnene Kurve bei Bose, Plant response 1906, S. 681.

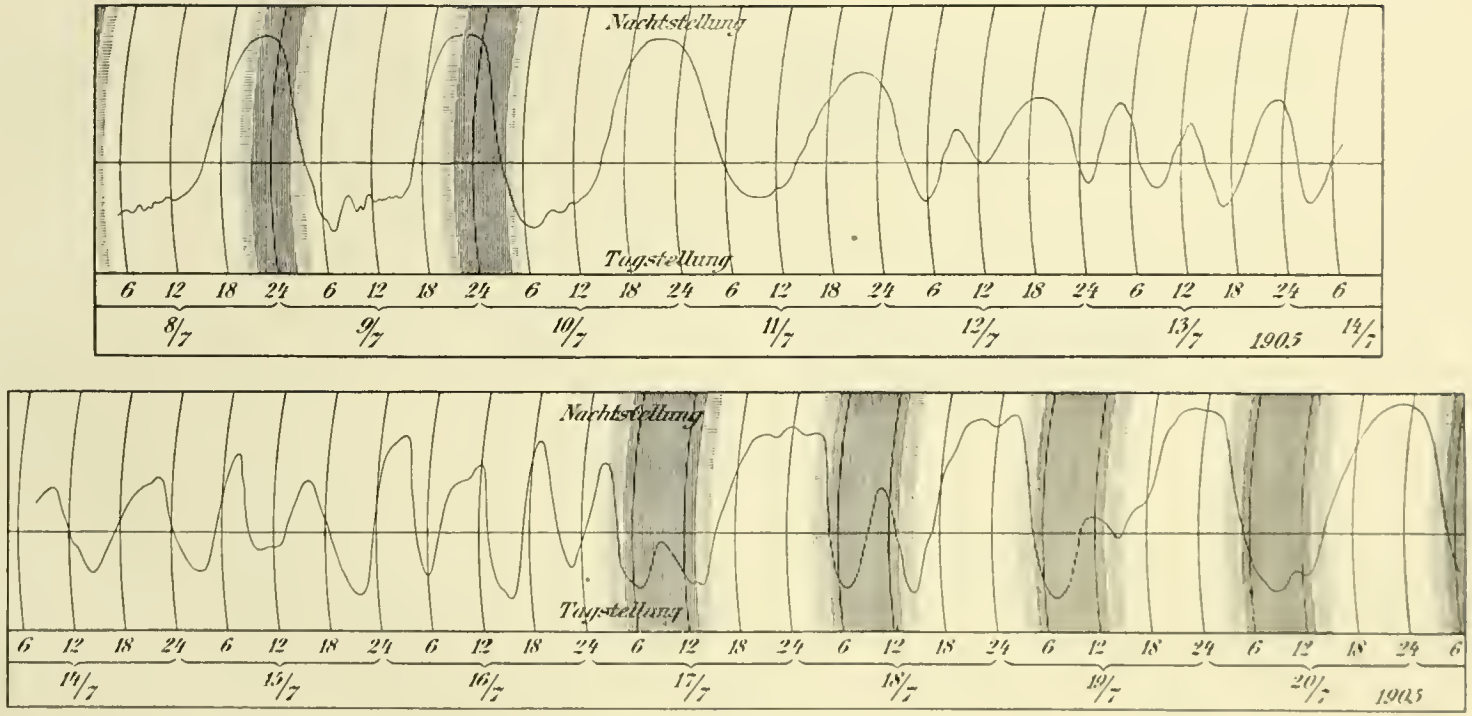


Fig. 31 *A* und *B*.

Mimosa Speggazzinii. Blattstiel eines jüngeren Blattes, Apparat Nr. 1. Die Pflanze wurde zunächst bei mäßig trübem Wetter und einer Temperatur von 17—22,5 im Nordhaus gehalten. Darauf kam sie am 9. 7. 1905, 9 Abends in das Versuchszimmer, blieb hier bis 10. 7. 4 Morgens im Dunkeln und wurde dann durch allmähliche Erhellung bis 5 Morgens in die volle Beleuchtung (zusammen 4 Tantallampen) gebracht. Nachdem die Pflanze bis zum 17. 7 in kontinuierlicher Beleuchtung verweilt hatte, wurde sie einem tagesrhythmischen Beleuchtungswechsel in der Weise unterworfen, daß sie sich 8 Stunden in voller Finsternis und je 2 Stunden in der Übergangsbeleuchtung befand. Die Erhellung begann jedesmal um $1\frac{1}{4}$ Mittags, die Lichtabnahme jedesmal um $3\frac{1}{4}$ Morgens. Entfernung von Gelenkbasis bis zur Fadenanheftung 17 mm. Schreibhebel 80 : 160 mm. Temperatur in dem Versuchszimmer 19,7—20,3° C. $\frac{2}{3}$ der natürl. Größe.

Nachschwingungen erkennen ließ. In der einzigen Kurve die bei Lichtabschluß geschrieben wurde, war die Nachschwingung noch am vierten Tage zu bemerken. Ob aber eine solche längere Dauer der Nachschwingungen im Dunkeln, wie es ja möglich ist (vgl. S. 315), die Regel ist, muß ich dahin gestellt lassen.

Des weiteren ist aus der Kurve Fig. 31 *B* zu ersehen, daß mit der Einführung des tagesperiodischen Beleuchtungswechsels sogleich wieder eine tagesrhythmische Bewegungstätigkeit beginnt, auf die dann, was in der Fig. 31 nicht mehr dargestellt ist, nach der Wiederherstellung der kontinuierlichen Beleuchtung in der üblichen Weise Nachschwingungen folgen. Bei dieser Induktion der Tagesperiode tritt sehr schön hervor, daß die autonomen Bewegungen, welche sich mit dem Ausklingen der Nachschwingungen allmählich einschleichen, nun umgekehrt allmählich schwinden. Denn zwischen der ersten und zweiten Erhellung (am 18. 7.) ist noch eine sehr ansehnliche, zwischen der zweiten und dritten Erhellung schon eine geringere autonome Oszillation zu erkennen, die dann zwischen der dritten und vierten Erhellung (am 20. 7.) nicht mehr deutlich hervortritt. Diese Unterdrückung ist, ebenso wie bei Phaseolus (S. 350, vgl. ferner § 21), als eine Folge der Inanspruchnahme durch die Induktion der tagesrhythmischen Tätigkeit anzusehen, durch die hier eine weitergehende Ausschaltung der autonomen Oszillationen herbeigeführt wird, als es bei dem Blatte von Phaseolus der Fall ist. Daß es sich bei diesem Reduzieren und Wiedererscheinen um eine normale Korrelation, also nicht um ein durch die künstliche Beleuchtung geschaffenes pathologisches Phänomen handelt, geht schon daraus hervor, daß sich diese Vorgänge, ohne Veränderung der Lichtquelle und der übrigen Außenbedingungen, abspielen. Ähnliche Kurven lieferten übrigens einmal der gleichzeitig registrierte Blattstiel eines anderen Individuums von Mimosa Speggazzinii, sowie zwei Blattstiele in einer anderen Versuchsreihe, in welcher die Pflanzen 10 Stunden völlig verdunkelt und mit je 1 Stunde Übergangszeit in die volle Beleuchtung (zusammen 4 Tantallampen) gebracht wurden.

Dem Charakter nach liefern die Schlafbewegungen des Blattstiels von Mimosa eine analoge Kurve, wie das Primärblatt von Phaseolus (Fig. 21, S. 344), bei dem in der Nachtstellung die mechanische Hemmung der angestrebten Bewegung hinzukommt. In der Tat wird auch die Tagesperiodizität des Blattstiels von

Mimosa Speggazzinii durch ein analoges Reaktionsvermögen wie bei dem Primärblatt von Phaseolus, also dadurch erzeugt, daß nicht die Verdunklung, sondern die Erhellung die weiterhin eintretende Senkung veranlaßt. Es ist dieses schon darnach zu vermuten, daß in der Kurve Fig. 31 *B*, nach der Eliminierung der Tagesperiode in Dauerbeleuchtung, die erste reaktionelle Senkung des Blattstiels nicht während der ersten Verdunklung, sondern erst nach dem darauf folgenden Erhellen eintritt. Das geschah auch dann, wenn die erste Verdunklung auf 24 Stunden, also so weit ausgedehnt wurde, daß die Reaktion jedenfalls während der Dunkelzeit aufgetreten wäre, wenn sie durch die Lichtentziehung ausgelöst würde. Ob, wie es nach den mir vorliegenden Versuchsergebnissen scheint, durch die Verdunklung, analog wie bei Phaseolus (S. 351), eine schwache Hebung des Blattstiels veranlaßt wird, muß ich unentschieden lassen.

Jedenfalls ist aber Mimosa ein Beispiel dafür, daß die photonastischen Eigenschaften bei den Teilen desselben Blattes verschiedenartig ausgebildet sein können, da sich der Blattstiel von Mimosa dem durch das Blatt von Phaseolus, die Blättchen dem durch die Blättchen von Albizzia repräsentierten Typus anschließen. In wie weit das Verhalten des Blattstiels von Mimosa und des Blattes von Phaseolus unter anderen Versuchsbedingungen übereinstimmt oder Verschiedenheiten bietet, habe ich nicht untersucht. Ich bemerke nur, daß auch die von einem Blattstiel der Mimosa Speggazzinii geschriebene Kurve nur unsichere Störungen der autonomen Oszillationen zeigte, als, nach dem Schwinden der Tagesperiode in Dauerbeleuchtung, abwechselnd 2 Stunden beleuchtet und verdunkelt wurde (über Phasolus vgl. S. 357).

Es kann aber wohl als gewiß angesehen werden, daß der Blattstiel von Mimosa pudica dasselbe Reaktionsvermögen besitzt, wie der von Mimosa Speggazzinii. In der Tat wurde bei den Versuchen Berts[1]), bei denen Mimosa pudica in einer nicht genügend konstanten Dauerbeleuchtung gehalten wurde (vgl. S. 302), eine sehr starke Reduktion der Blattstielbewegung gefunden. Jedoch ist aus den mitgeteilten Versuchsresultaten nicht zu ersehen,

1) Bert, Recherch. s. l. mouvements d. l. sensitive 2e memoire 1870, S. 58. Bei den S. 331 erwähnten Beobachtungen während der Mitternachtsonne wurden die Bewegungen der Blattstiele von Mimosa pudica nicht berücksichtigt.

wie lange die Nachschwingungen der Tagesperiode anhielten, und ob die bis zuletzt beobachteten Bewegungen einem kürzeren Rhythmus folgten und als autonome Bewegungen zu betrachten sind. Auf diese Fragen geben auch keinen Aufschluß die ausgedehnten Beobachtungen Millardets (l. c. Taf. III—VI), die sich höchstens auf eine dreitägige Dunkelzeit erstrecken. Immerhin ist nach den mitgeteilten Kurven zu vermuten, daß die Nachschwingungen auch bei Mimosa pudica nicht lange anhalten, und daß bei dieser Pflanze, wie es auch schon während der Schlaftätigkeit der Fall ist (vgl. Fig. 30), kleine Oszillationen von kurzer Dauer in höherem Maße ausgeführt werden, als bei Mimosa Speggazzinii. Da aber bei den Versuchen Berts, sowie bei den Beobachtungen anderer Forscher[1]) über die Fortdauer der Bewegungen des Blattstiels von Mimosa pudica die Temperatur nicht genügend konstant war, so ist nicht zu sagen, in wie weit die Temperaturschwankungen bei der Erzeugung von Bewegungen mitwirkten.

Der tägliche Verlauf der Schlafbewegungen ist also nach denselben Gesichtspunkten zu beurteilen, wie der Verlauf bei dem Primärblatt von Phaseolus (S. 367). Jedoch scheint bei dem Blattstiel von Mimosa der orientierende heliotropische Einfluß zurückzutreten. Denn bei den im Zimmer oder im Nordhaus befindlichen Exemplaren von Mimosa Speggazzinii wurde bei Verdunklung gewöhnlich nur eine schwache Reaktion, und zwar teilweise eine geringe Hebung, teilweise eine geringe Senkung des Blattstiels beobachtet. Bei Mimosa pudica wurde dagegen, sowohl bei meinen früheren[2]), als auch bei meinen erneuten Beobachtungen als Folge der Verdunklung in der Regel eine erhebliche Hebung des Blattstiels gefunden. Diese Reaktion, die, wie es auch die Fig. 30 zeigt, ziemlich bald eintritt und ziemlich schnell verläuft, wird vermutlich auf einer besonderen photonastischen Reaktion beruhen (vgl. Impatiens § 11).

In der Regel fielen die im Nordhäuschen geschriebenen Kurven bei hellem und trübem Wetter ziemlich ähnlich aus, doch wurden gelegentlich, besonders bei Mimosa pudica, erhebliche Abweichungen gefunden. Zu solchen Abweichungen zählt auch der Erfolg, den ich in früheren Versuchen[3]) erhielt, als ich die sekundären Blatt-

1) Vgl. die S. 259 und 331 zitierte Literatur.
2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 74.
3) Pfeffer, l. c. S. 73. Einen ähnlichen Erfolg beobachtete auch Wiedersh-

stiele von Mimosa pudica, durch Festbinden an ein leichtes Drahtstück, verhinderte, die angestrebten Schlafbewegungen auszuführen. Denn unter diesen Umständen fand ich, daß der Hauptblattstiel nicht mehr, wie bisher, die tiefste Lage nach 6 Abends, sondern bereits zwischen 1—5 Nachmittags erreichte und schon von da ab die Wiedererhebung aufnahm. Die Ursache dieses Erfolgs glaubte ich darin suchen zu dürfen, daß mit dem Festbinden der sekundären Blattstiele die erhebliche Zunahme des gegen das Hauptgelenk wirksamen statischen Moments aufhört, die sich jeden Abend infolge der Vorwärtsbewegung der freien sekundären Blattstiele geltend macht. Meine Annahme ging also dahin, daß sich infolge der periodischen Wiederholung dieser Inanspruchnahme und der hiervon ausgehenden Reizwirkungen, sowie durch Akkumulation der primäre Blattstiel tiefer senke, als es ohne diese Komponenten, also bei alleiniger Wirkung des photonastischen Reizes, der Fall sein würde.

Dieser Schluß ist indes irrig, da mir neue Versuche zeigten, daß in der Regel das Festbinden, bzw. Loslassen der sekundären Blattstiele keine auffälligen Änderungen im Gange der Schlafbewegungen des Blattstiels von Mimosa pudica (und der durch diesen geschriebenen Kurven) veranlaßt. Der besondere Erfolg in meinen früheren Versuchen muß also durch eine zufällige Kombination von Faktoren herbeigeführt worden sein. Daß eine solche möglich ist, ergibt sich daraus, daß in der Tat unter Umständen ein frühzeitiger Umschlag der Senkung des Blattstiels in Hebung vorkommt. Das ist nach Kosanin[1]) stets der Fall, wenn Mimosa pudica bei 32—34° C gehalten wird. Vielleicht ist also die hohe Temperatur die Ursache, daß nach Cunningham[2]) in Ostindien die abendliche Senkung des Blattstiels von Mimosa pudica nicht immer eintritt. Jedoch muß dieses auch durch andere Kombinationen erzielbar sein. Denn an Exemplaren von Mimosa pudica, die in

heim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. 40, S. 267. Vgl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl., Bd. II, S. 507. An dieser Stelle ist auch darauf hingewiesen, daß die Einwände Schwendeners an sich nicht von Bedeutung sein würden.

1) Kosanin, Einfluß von Temperatur und Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter 1905, S. 13. — Wahrscheinlich wirken außerdem Temperaturschwankungen auf den Blattstiel von Mimosa ähnlich wie auf das Blatt von Phaseolus, doch fehlen sichere Untersuchungen. Vgl. übrigens Millardet, l. c., S. 72; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, S. 419; Bot. Zeitung 1897, S. 17.

2) Cunningham, Annals of Royal Botanic. Garden Calcutta 1895. Bd. 6, S. 135.

einem Succulentenhaus aufgestellt waren, beobachtete ich, daß im Juli während 10 Tagen (soweit Ablesungen in Intervallen von 2—3 Stunden ein Urteil gestatten) die rückgängige Bewegung des Blattstiels schon zwischen 1—5 Nachmittags begann, obgleich die Temperatur an den wärmsten Tagen nur bis 30°, an den kühleren nur bis 24° C stieg. Die Abhängigkeit dieses Verhaltens von den Außenbedingungen ergab sich aber daraus, daß bei denselben Exemplaren der gewöhnliche Gang der Schlafbewegungen aufgenommen wurde, nachdem sie in das Nordhäuschen des Instituts gebracht worden waren. Ferner zeigt die Kurve Fig. 31 *B*, daß die tiefste Lage des Blattstiels von Mimosa Speggazzinii ca. 9—11 Stunden nach dem Beginn des Erhellens eintritt, daß also dieselbe sich im Hochsommer zwischen 1—3 Nachmittags einstellen würde, wenn im Tageslicht der gleiche Abstand vom Erhellen (bei Sonnenaufgang) eingehalten würde.

Bei dem zuletzt genannten Versuche, der bei 19,7—20,3° C angestellt wurde, kann die Ursache des frühzeitigen Beginns der Blattstielerhebung nicht in der schwächeren paratonischen Wirkung und in der Zusammensetzung des Tantallichts gesucht werden. Denn in dem Nordhäuschen wurde die Zeit der abendlichen Senkung nicht sehr auffällig verschoben bei Pflanzen, die in gedämpftem Licht standen. Ebenso verhielten sich Pflanzen, die sich unter einer doppelwandigen Glocke befanden, die so mit verdünnter Lösung von Kaliumbichromat gefüllt war, daß das zu der Pflanze gelangende Licht verhältnismäßig weniger kurzwellige Strahlen enthielt, als das Tantallicht. Auch stellte sich heraus, daß die Versetzung aus gewöhnlicher in dampfgesättigte Luft den Verlauf der Schlafbewegungen nur wenig alterierte. Ob etwa die Veränderung der Temperatur, der Feuchtigkeit oder anderer Faktoren für die hier behandelte Verschiebung in Betracht kommen, habe ich nicht untersucht. Jedenfalls wird aber bei den auf die Aufklärung dieses Problems gerichteten Studien zu beachten sein, daß sehr wohl durch verschiedenartige Kombinationen die Eigenschaften der Pflanze modifiziert werden können, und infolgedessen die Prozesse, welche nach der Erhellung auf die Senkung des Blattstiels hinarbeiten, derartig verlaufen, daß die Senkung des Blattstiels frühzeitiger beendet ist.

Bei einer näheren Einsicht in diejenigen Kombinationen, die eine frühzeitigere Vollendung der Blattstielsenkung herbeizuführen

vermögen, dürfte sich auch beurteilen lassen, welcher Art die Umstände waren, die bei meinen früheren Versuchen zu dem angegebenen Resultat führten. Ich bemerke hier nur, daß bei diesen Versuchen sich die Pflanzen hinter einem Ostfenster befanden, und daß bald nach dem Festbinden der sekundären Blattstiele warmes Wetter einsetzte, das, nach meinen Beobachtungsnotizen, ein Ansteigen der Zimmertemperatur, jedoch nur bis zu 30° C, herbeiführte.

Mit der Erkenntnis, daß die abendliche Senkung des Blattstiels durch die Erhellung am Morgen, also nicht, wie ich es früher annahm, durch die Lichtabnahme gegen Abend, veranlaßt wird, erscheint uns das ganze Problem unter einem anderen Gesichtspunkt. Denn bei meiner früheren Auffassung mußte die Erfahrung, daß Verdunklung eine Hebung des Blattstiels von Mimosa pudica hervorruft[1]), zu der Annahme führen, daß der tägliche Lichtabfall auf eine Hebung des Blattstiels hinarbeite, und daß die abendliche Senkung dieses durch das Eingreifen eines anderen Faktors bedingt sei. Zu dem Übersehen der besagten Wirkung der Erhellung führten aber dieselben Umstände, auf die bei der Besprechung des Blattes von Phaseolus (S. 365) hingewiesen ist.

Beiläufig sei bemerkt, daß bei den in horizontaler Lage am Klinostaten gedrehten Pflanzen von Mimosa pudica die Blattstiele zwar eine etwas weniger steile Mittellage annehmen, daß die Schlafbewegungen aber fortdauern. Doch erfahren diese, nach den 2—3 stündigen Ablesungen zu urteilen, insofern eine Modifikation, als der Blattstiel bis gegen Mittag sinkt, sich dann etwas, zuweilen auch erheblich erhebt, um dann von neuem zu fallen und ungefähr zur üblichen Zeit die Nachtstellung zu erreichen. Es ist das also ein Verhalten, das ebenfalls noch der kausalen Aufklärung bedarf.

§ 11. Versuche mit den Blättern von Impatiens parviflora DC.

Da die Organe, deren Krümmung durch Wachstum ausgeführt wird, die schon (S. 284) erwähnten Nachteile haben, so wurden nur eine beschränkte Anzahl von Versuchen mit den

1) Daß es sich hierbei nur um eine nicht notwendige Reaktion handelt, geht schon aus dem Gesagten, sowie aus dem noch zu besprechenden Verhalten des Blattes von Impatiens hervor.

Blättern von Impatiens parviflora und nur einige Experimente mit den Blättern von Siegesbeckia orientalis ausgeführt.

Die Blätter von Impatiens parviflora zeigen bekanntlich sehr schöne Schlafbewegungen, bei denen sie sich aus der ausgebreiteten Tagstellung bis zur Anpressung an den Stengel abwärts bewegen. Diese Bewegung, die schon bei jugendlichen Blättern beginnt, wird zunächst von der ganzen Lamina, dann von dem noch wachstumstätigen, basalen Teile dieser und schließlich von dem noch allein wachsenden Blattstiel ausgeführt.

Meine Versuche habe ich gewöhnlich mit Blättern begonnen, die eine Länge von 40—60 mm erreicht hatten, und bei denen der Verbindungsfaden (*f* Fig. 1 und 2 S. 265 u. 267) 18—25 mm von der Insertion des Blattstiels entfernt, um die Mittelrippe der Lamina befestigt wurde. Wird dann ein etwa $1^1/_2$fach vergrößernder Schreibzeiger angewandt und wird die Pflanze bei 15—18° C. gehalten, so kann man den Versuch 7—8 Tage fortsetzen. Denn wenn sich auch in dieser Zeit der Abstand zwischen Blattbasis und Fadenanheftung um $^1/_2$ bis $^2/_3$ vergrößert, so erreichen doch die Exkursionen der Schreibspitze zumeist nicht solche Werte, daß ein Abbrechen des Registrierens geboten ist. Sollte aber von Blättern ausgegangen werden, die ihre Tagesbewegungen eingestellt hatten, so wurden solche gewählt, die bei einem mehrtägigen Aufenthalt in kontinuierlicher Beleuchtung zu der besagten Größe herangewachsen waren. In allen Fällen ließ ich die Blätter die volle Schlafbewegung ausführen, da das Anlegen des Verbindungsfadens an das gesenkte, glatte Blatt nichts schadet (S. 266).

Als Versuchsmaterial dienten zumeist kräftige Pflanzen, die aus Kopfstecklingen erzogen waren. Diese produzieren zwar Blütenstände, haben aber den Vorteil, daß sie sich niedriger halten lassen und daß es bei der geringeren Streckung der Internodien leichter ist, ohne besondere Benachteiligung der Pflanze, den Stengel so an den Holzstab zu fixieren, daß der Insertionspunkt des Blattes nicht verrückt wird (vgl. S. 284). Die Blütenstände sind kein Hindernis, da durch ihre Beseitigung die Bewegungstätigkeit der Blätter nicht beeinträchtigt wird.

Wie hier voraus bemerkt sein mag, ergab sich als Resultat der Untersuchungen, daß die Schlafbewegungen der Blätter von Impatiens parviflora durch ein analoges Reaktionsvermögen erzeugt werden, wie die Tagesbewegungen der Blätter von Phaseolus.

Als besondere Eigenheit kommt hinzu, daß bei den Blättern von Impatiens durch Verdunklung zu jeder Tageszeit eine schnell eintretende, ansehnliche Senkungsbewegung ausgelöst wird. Da aber die Mithilfe dieser akzessorischen Reaktion zum Zustandekommen der Schlafbewegungen nicht gerade notwendig ist, so können wir die nähere Besprechung derselben auf später verschieben. Doch mag darauf hingewiesen sein, daß bei Lichtentziehung ein wahrnehmbarer Erfolg dieser akzessorischen Reaktion natürlich dann nicht wahrgenommen werden kann, wenn sich die Blätter bei Eintritt der Verdunklung bereits in der angepreßten Nachtstellung befinden.

Nach dem Übertragen in kontinuierliche Beleuchtung (vgl. S. 305) wurde ein Nachschwingen der Tagesperiode nur während 2—3 Tagen beobachtet.[1]) Dann waren nur noch Oszillationen in einem kürzeren, ziemlich unregelmäßigen Rhythmus zu bemerken, die in einigen Versuchen nur eine geringe, in anderen eine ziemlich ansehnliche Amplitude besaßen (Fig. 32 am 5. 6. und 6. 6.) Nach der Entziehung des Lichts verfallen die Blätter ziemlich bald, zuweilen schon am zweiten Tage, in einen krankhaften Zustand; doch ließ sich auch an den in das Dunkle versetzten Pflanzen zunächst das Nachschwingen der Tagesperiode konstatieren.

Die Kurve Fig. 32 zeigt ferner, daß nach der Einführung eines 12 : 12stündigen Beleuchtungswechsels sogleich, und zwar mit Unterdrückung der autonomen Oszillationen, eine tagesperiodische Bewegungstätigkeit zustande kommt. Dabei bewirkt die erste Verdunklung (am 7. 6.) die transitorische Senkung des Blattes, die fernerhin aus dem vorhin erwähnten Grunde nicht mehr bemerklich wird. Schon diese Kurve, sowie die der Figur 33 weisen darauf hin, daß die tagesperiodische Senkung des Blattes durch die Erhellung veranlaßt wird. Das wird auch durch Versuche bestätigt, bei welchen die Verdunklung auf 24 Stunden ausgedehnt und dann erst erhellt wurde. Ob aber die Verdunklung, nachdem die erwähnte transitorische Blattsenkung abgelaufen ist, weiterhin eine gewisse Hebung des Blattes veranlaßt, vermag ich nicht zu sagen.

---

1) Ähnliche Resultate erhielt ich seinerzeit (Periodische Bewegungen 1875, S. 34, 39, 51) mit Impatiens noli tangere.

Daß durch einen 18 : 18 stündigen Beleuchtungsrhythmus eine entsprechende Bewegungsperiodizität hervorgerufen wird, ist aus der Fig. 33 zu ersehen, die zugleich zeigt, daß ein solcher Rhythmus sogleich von einem Blatte aufgenommen wird, das bis dahin einem 12 : 12 stündigen Beleuchtungswechsel unterworfen war. Bei einem 6 : 6-stündigen Beleuchtungswechsel scheint aber, analog wie bei Phaseolus (S. 360) die Neigung zu einem 12 : 12 stündigen Bewegungsrhythmus hervorzutreten. Indes kann ich dieses nach einer einzigen Versuchsreihe um so weniger mit Bestimmtheit behaupten, als die transitorische Verdunklungsreaktion des Blattes störend eingreift.

Unter normalen Verhältnissen bringt es die relativ stärkere Beleuchtung der Ober-

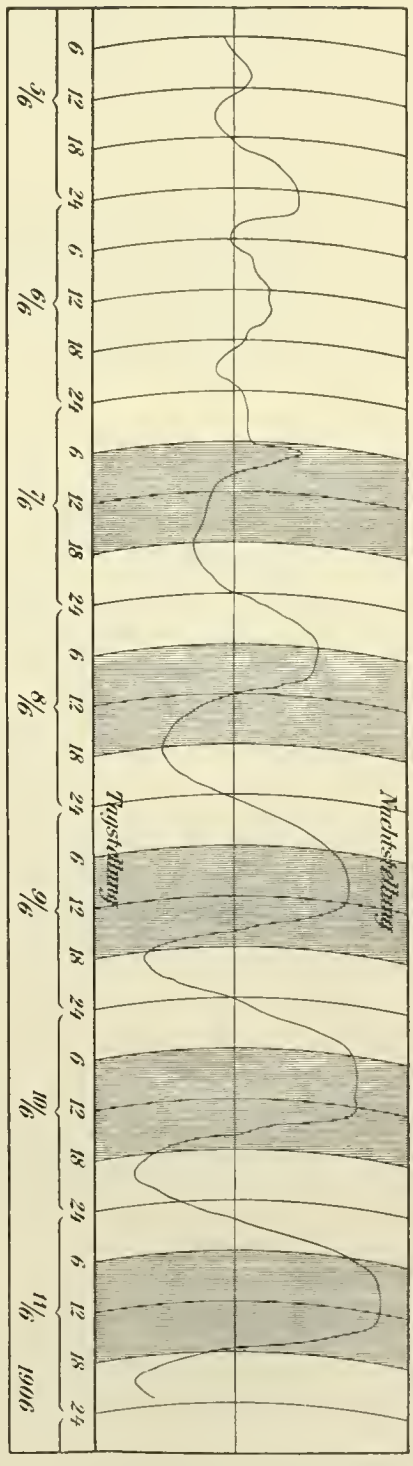


Fig. 32.

Impatiens parviflora. Nachdem die Pflanze vom 31. 5. 1906 ab in kontinuierlicher Beleuchtung (zusammen 4 Tantallampen) zugebracht hatte, wurde am 4. 6. Nachmittags ein jetzt ca. 50 mm langes Blatt bandagiert. Von diesem ist dann die Kurve geschrieben, die zunächst das Verhalten bei Fortsetzung der kontinuierlichen Beleuchtung und fernerhin den Erfolg eines 12 : 12 stündigen Beleuchtungswechsels zeigt. Abstand der Insertionsstelle des Blattes von dem Anheftepunkt des Fadens zu Beginn 20 mm, bei Schluß 38 mm. Schreibhebel 100 : 160 mm, Temperatur 16,2 — 16,8° C. $^2/_3$ der natürl. Größe.

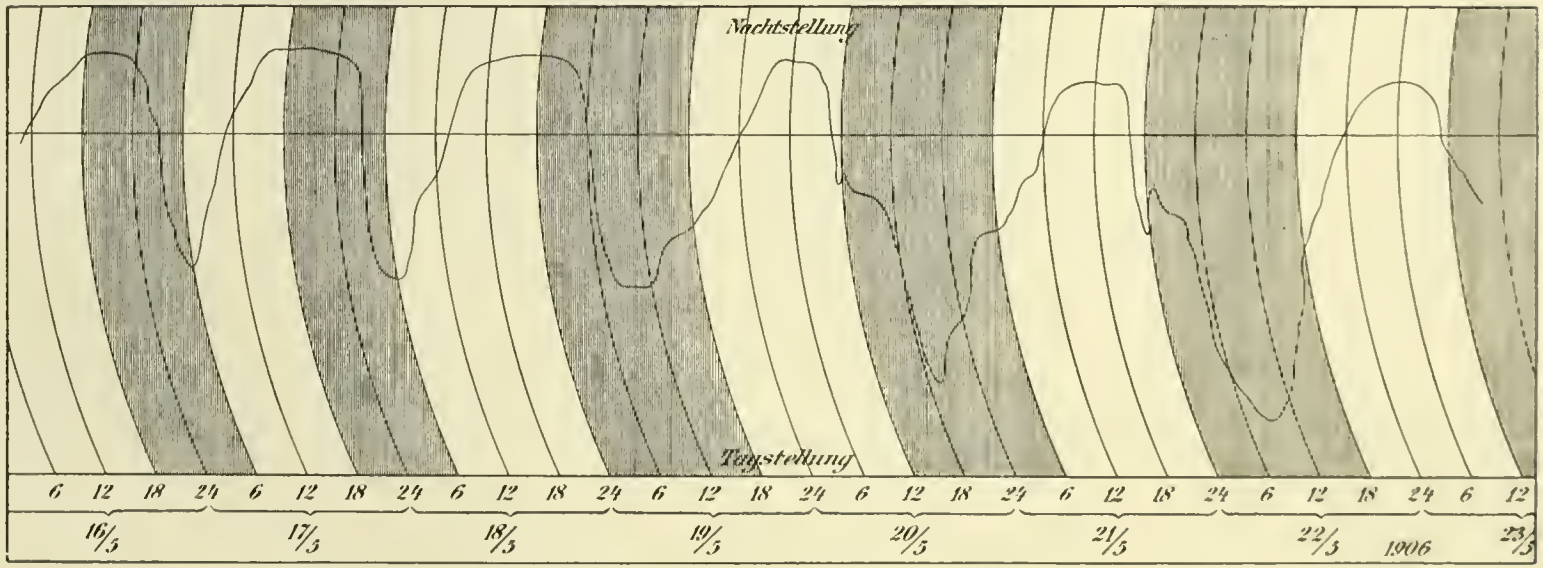


Fig. 33.

Impatiens parviflora. Die Pflanze befand sich seit dem 15. 5. 1906 in dem 12 : 12stündigen Beleuchtungswechsel (zusammen 4 Tantallampen) und wurde vom 18. 5. ab einem 18 : 18stündigen Beleuchtungsturnus ausgesetzt. Distanz zwischen Blattbasis und Fadenanheftung bei Beginn 22 mm, bei Schluß 40 mm. Schreibhebel 100 : 160 mm. Temperatur 16,7 — 17,1° C. $^2/_3$ der natürl. Größe

seite mit sich, daß das Blatt von Impatiens, analog wie das von Phaseolus, während des Tages längere Zeit in annähernd horizontaler Lage verweilt, wie das die Kurve der Fig. 34 am 12. 6. zeigt. Demgemäß tritt, ebenso wie bei allseitiger künstlicher Beleuchtung (Fig. 32), vom Morgen ab eine allmähliche Senkung des Blattes ein, wenn diese orientierende Lichtwirkung durch Beschatten der Blattoberseite aufgehoben wird (Fig. 34 am 11. 6). Unter diesen Umständen pflegt sich das Blatt nicht so hoch, also nur bis zu einer abwärts geneigten Lage zu erheben, setzt aber seine Schlafbewegungen ebenso fort wie bei Tantalbeleuchtung. Damit ist zugleich erwiesen, daß die tagesperiodischen Bewegungen

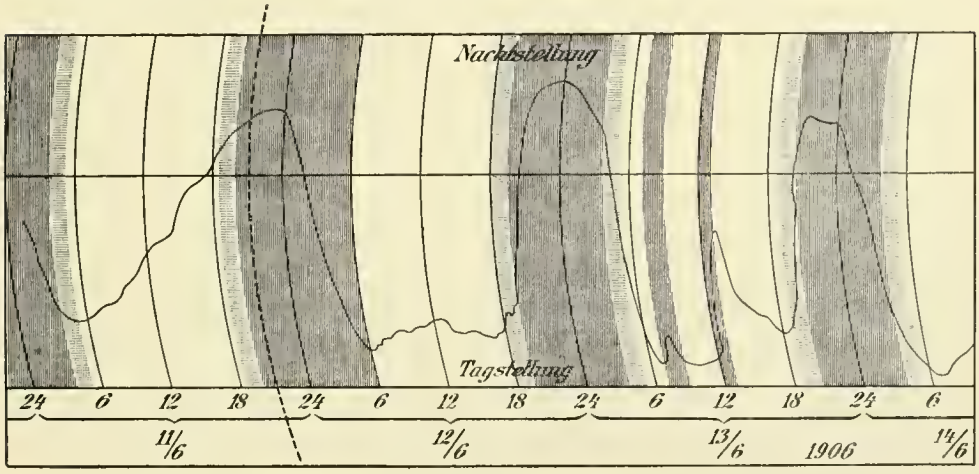


Fig. 34.

Impatiens parviflora. Stück einer Kurve, die im Nordhäuschen geschrieben wurde. Apparat No. 2. Das Blatt war vom 9. 6. 1906 ab durch ein über demselben fixiertes, ca. 200 mm langes und ca. 140 mm breites Stück schwarzer Pappe beschattet, während der Tisch mit weißem Papier belegt war. Diese Beschattung wurde am 11. 6. Abends 9 Uhr entfernt und die Pflanze unter den Dunkelkasten (Fig. 11) gebracht, der am 12. 6. Morgens 6 Uhr beseitigt wurde. Am 13. 6. wurde von 7—8¾ Uhr Morgens und dann wieder von 12 U. 10′ — 1 U. 10′ Mittags verdunkelt. Distanz zwischen Blattbasis und Fadenanheftung ca. 30 mm. Schreibhebel 100 : 160 mm. Wetter mäßig hell. Temperatur 14,8—23,5° C. ⅔ der natürl. Größe.

durch eine photonastische Reaktion erzeugt werden, und daß die heliotropische Wirkung bei dem näheren Verlauf der Tagesbewegungen nur in demselben Sinne in Betracht kommt wie bei dem Blatte von Phaseolus (S. 363).

Aus den bei Phaseolus (S. 352, 367) erörterten Gründen tritt auch bei Impatiens nach einer photonastischen Wirkung die Wiedererhebung sowohl ein, wenn das Blatt beleuchtet bleibt, als auch

dann, wenn es am Morgen nicht an das Licht kommt (vgl. Fig. 34, wo bis 6 Uhr Morgens am 12. 6. verdunkelt war). Da aber bei einer Lichtentziehung die Aufhebung der heliotropischen Orientierung und die Auslösung der besonderen Verdunklungsreaktion gleichsinnig zusammenwirken, so hat die Verdunklung des Blattes von Impatiens, besonders am Abend, eine schnelle Senkungsbewegung zur Folge. Diese Reaktion wird natürlich dann nicht sichtbar, wenn das Blatt vor der Verdunklung die Schlafstellung erreicht hat.

Durch diese besondere Verdunklungsreaktion wird bei den Blättern von Impatiens parviflora und noli tangere gewöhnlich eine Senkung von 30—70 Grad, und zwar so schnell ausgeführt, daß zumeist in $^1/_2$—2 Stunden das Maximum erreicht ist. Ferner gewinnen die bis zum Morgen im Dunkeln gehaltenen Pflanzen bei Beleuchtung bald wieder die Fähigkeit, auf Verdunklung zu reagieren. Denn schon nach einer 5 Minuten langen Beleuchtung tritt beim Verdunkeln eine ganz schwache Reaktion ein, und nach einer Beleuchtungszeit von 2—5 Stunden scheint annähernd oder ganz die maximale Reaktionsfähigkeit hergestellt zu sein.[1]) Die allmähliche Zunahme der Reaktionsfähigkeit ist auch aus der Kurve Fig. 34 zu ersehen. Denn am 13. 6. wird durch die Verdunklung um 7 Uhr morgens nur eine geringe, durch die Verdunklung um 12 U. 10′ Mittags aber eine sehr ansehnliche Senkung hervorgerufen.

Beachtenswert ist, daß von den nebeneinander stehenden und in gleicher Weise schlafenden Pflanzen nicht alle gleich gut auf Verdunklung reagieren, daß sich vielmehr gelegentlich Exemplare finden, bei denen durch die Verdunklung nur eine schwache oder nahezu keine Senkungsbewegung der Blätter hervorgerufen wird. Dieselbe Beobachtung macht man häufig an den Pflanzen, die längere Zeit in künstlicher Beleuchtung verweilt haben, deren Blätter also auch dann wenig oder kaum auf Verdunklung reagieren, wenn sie bei Verlängerung der Beleuchtungszeit Tagstellung angenommen haben. Da aber auch von diesen Blättern die tagesperiodischen Bewegungen in schönster Weise ausgeführt werden, so folgt daraus, daß die besagte Verdunklungsreizbarkeit

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 58. Über die Blättchen von Albizzia lophantha siehe diese Arbeit S. 324.

zur Erzeugung der Schlafbewegungen nicht notwendig ist, wenn sie auch normalerweise die abendliche Senkung der Blätter zu beschleunigen und zu unterstützen vermag. Es ist aber begreiflich, daß ich früher die wahre Ursache der Schlafbewegungen übersah und auf Grund der fraglichen Verdunklungsreaktion zu dem Schlusse kam, daß die Nachtstellung durch die abendliche Lichtentziehung herbeigeführt werde (vgl. S. 364 über Phaseolus). Übrigens zeigt auch der Verlauf der Kurven bei den in künstlicher Beleuchtung ausgeführten Versuchen, daß die Nachtstellung nicht durch die Verdunklung herbeigeführt wird (Fig. 32 und 33).

Diese Schlußfolgerungen sind voll berechtigt, wenn man auch nicht die Ursache kennt, welche die Ausschaltung der besonderen (schnell verlaufenden) Verdunklungsreaktion bedingen. Nähere Studien zur Aufklärung dieser Faktoren habe ich nicht angestellt. Jedoch macht es den Eindruck, daß bei minder günstigen Vegetationsbedingungen zunächst die fragliche Verdunklungsreaktion reduziert und eliminiert wird. Das mag auch der Grund für deren Rückgang bei Tantalbeleuchtung sein, obgleich in dieser während 3 Wochen nicht nur die Schlafbewegungen fortgesetzt, sondern auch weitere schlaftätige Blätter entfaltet wurden.

Schon die Entwicklung und der Verlauf dieser transitorischen Verdunklungsreaktion läßt mit Sicherheit erkennen, daß diese Senkung nicht einfach durch den Ausgleich der heliotropischen Hebung des Blattes verursacht sein kann (über Phaseolus vgl. S. 363). Das wird auch dadurch erwiesen, daß die fragliche Reaktion auch dann eintritt, wenn dafür gesorgt ist, daß die Oberseite des Blattes vor der Verdunklung schwächer beleuchtet ist als die Unterseite. Dieses wurde teilweise erzielt, indem durch ein Stück schwarze Pappe in der Weise beschattet wurde, wie es in der Erklärung zu der Fig. 34 angegeben ist, teilweise aber dadurch, daß auf die Oberseite des Blattes eine doppelte Lage von schwarzem Seidenpapier gelegt wurde. Schneidet man Stücke aus diesem so zurecht, daß sie die Form des Blattes besitzen, aber etwas größer sind als dieses, so kann man durch leichtes Anklemmen des Papiers an die Blattstielbasis erzielen, daß die beiden aneinandergeklebten Papierstückchen auch dann dem Blatte anliegend bleiben, wenn dieses schwächere Krümmungs-

bewegungen ausführt. Dabei wird durch das geringe Gewicht der beiden Papierblättchen keine nachteilige Belastung eingeführt, während die Beleuchtung der Blattoberseite sehr stark herabgesetzt wird. Denn durch zwei aufeinanderliegende Papierblättchen dieser Art wird, nach einem Versuch mit Wynnes Expositionsmesser, die chemische Wirkung des passierenden Tageslichts auf ungefähr $^1/_{20}$ reduziert.

Bei den auf diese oder auf die andere Weise beschatteten Blättern trat, nachdem sie am Morgen für kürzere oder längere Zeit an das Tageslicht gebracht worden waren, bei erneuter Verdunklung die fragliche Verdunklungsreaktion ebenso schön, ja nicht selten sogar etwas ansehnlicher ein, als bei Blättern, deren Oberseite nicht beschattet worden war. Ein solches Resultat ergab sich auch wenn die Beschattung während 8 Tagen gewirkt hatte. Damit ist aber einmal erwiesen, daß es sich bei dieser transitorischen Verdunklungsreaktion nicht um den Ausgleich einer heliotropischen Hebung des Blattes handelt, und ferner, daß die photonastische Reaktion, auf der die Schlafbewegungen beruhen, nicht die Induktion einer labilen Dorsiventralität[1]) durch einseitige Beleuchtung voraussetzt. Eine solche Möglichkeit mußte erwogen werden, da die Blattgelenke von Phaseolus tatsächlich erst durch die geotropische Induktion einer physiologischen Dorsiventralität die Fähigkeit erhalten, photonastisch zu reagieren[2]). Übrigens setzten die Blätter von Impatiens ihre Schlafbewegungen auch dann noch fort, als die Pflanze in horizontaler Lage auf den Klinostaten gebracht und bereits längere Zeit um ihre eigene Achse gedreht worden war.

Beachtenswert ist, daß bei dem Blatte von Impatiens nur die Verdunklung auslösend wirkt, während die Erhellung weder eine gleich noch eine entgegengesetzt gerichtete Bewegung auslöst. Ein solches Verhältnis machten schon meine früheren[3]) Beobachtungen wahrscheinlich, die aber nicht ganz beweisend waren, da es möglich erschien, daß die Reaktion beim Erhellen deshalb unterblieb, weil die in Tagstellung befindlichen Blätter nicht befähigt waren, sich weiter zu erheben. Dieser Einwand fällt mit der Tatsache

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. 2. S. 167, 180.

2) Pfeffer, l. c. S. 508.

3) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 58; Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. 2, S. 504.

weg, daß die Erhellung auch keine Bewegungsreaktion bei denjenigen Blättern auslöste, deren Oberseite beschattet war, und die sich überhaupt nur noch bis zu einer gesenkten Lage erhoben. Da aber nach Beseitigung der Beschattung bald eine heliotropische Bewegung ausgeführt wurde, so war damit erwiesen, daß den beschatteten Blättern die Befähigung zu einer Hebungsbewegung innewohnte. Übrigens kommt es vielfach vor, das Zunahme und Abnahme eines Agens nicht in gleicher Weise oder im entgegengesetzten Sinne als Reiz wirken[1]), und ein Beispiel dieser Art bieten auch die Blätter von Phaseolus, die im wesentlichen nur auf Helligkeitszunahme photonastisch reagieren.

An sich ist es ja nicht auffallend, daß bei gewissen Pflanzen noch eine besondere photonastische Reaktion gefunden wird, die zur Erzielung der Schlafbewegungen nicht notwendig ist. In diese Kategorie gehört auch Mimosa pudica, deren Blattstielgelenk bei Verdunklung mit einer Hebungsbewegung antwortet, während eine solche Reaktionsfähigkeit in dem Blattstielgelenk von Mimosa Speggazzinii schwach oder unbestimmt ausgebildet ist (S. 383). Überhaupt wird der plötzliche Wechsel der Beleuchtung oder anderer Faktoren vielfach als ein besonderer, transitorischer Reiz empfunden werden, der nur nicht in jedem Falle und bei jeder Pflanze zu einer direkt wahrnehmbaren Reaktion führt[2]). So ist auch das Fehlen einer merklichen Übergangsreaktion z. B. bei den Blättern von Phaseolus und Siegesbeckia aufzufassen, bei denen das Zustandekommen der Schlafbewegungen auf einem ähnlichen Reaktionsvermögen beruht, wie bei Impatiens. Bei diesem Genus wurde die fragliche transitorische Verdunklungsreaktion sowohl bei Impatiens parviflora, als auch bei Impatiens noli tangere und glanduligera konstatiert[3]). Jedoch wird durch fernere Untersuchungen zu ermitteln sein, ob die fragliche Reaktion bei allen Arten von Impatiens oder nur bei denjenigen ausgebildet ist, deren Blätter ansehnliche Schlafbewegungen ausführen. Übrigens scheint diese schnell eintretende Verdunklungsreaktion zumeist auch den Blättern derjenigen Pflanzen

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. 2, S. 504.

2) Pfeffer, l. c. S. 80, 364, 478.

3) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 15; Wiedersheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. 40, S. 231.

zu fehlen, deren Schlafbewegungen durch Wachstumstätigkeit ausgeführt werden[1]).

Liegt es auch nicht in meinem Plan auf diese Probleme und die damit verknüpften Fragen einzugehen, so mag doch darauf hingewiesen sein, daß, nach den vorliegenden Messungen, bei dem Blatte von Impatiens sowohl die Ausführung der durch Verdunklung hervorgerufenen Bewegung, als auch der Schlafbewegung mit einer transitorischen Wachstumsbeschleunigung verknüpft ist[2]). Diese kommt dementsprechend auch bei den Schlafbewegungen solcher Blüten vor, bei denen durch die Verdunklung keine besondere Bewegungsreaktion ausgelöst wird[3]).

Wie Temperaturwechsel auf die Blätter von Impatiens wirkt, habe ich nicht untersucht. Frühere[4]) Experimente, die keine erhebliche Beeinflussung ergaben, sind aus den bei Phaseolus (S. 371) angeführten Gründen nicht entscheidend.

Beiläufig sei noch erwähnt, daß die Schlafbewegungen bei Wassermangel leicht zurückgehen und aufhören. Auf einer durch starke Transpiration herbeigeführten Wasserarmut oder auf anderen benachteiligenden Einflüssen beruhte es wohl auch, daß bei einem orientierenden Versuch (in dem mit 2 Nernstschen Intensivlampen, ohne Kühlung des Wassers in den Küvetten, beleuchtet wurde) die Blattbewegungen schon am ersten Tage vollständig eingestellt wurden und nur allmählich wiederkehrten, als die Pflanze in das Gewächshäuschen gestellt worden war.

§ 12. Versuche mit den Blättern von Siegesbeckia orientalis *L.*

Die Blätter von Siegesbeckia orientalis[5]) führen ähnliche Schlafbewegungen aus und schreiben deshalb eine ähnliche Kurve wie die von Impatiens parviflora. Von diesen aber unterscheiden sie sich darin, daß ihnen eine besondere Verdunklungs-

1) Pfeffer, l. c. S. 15.

2) Pfeffer, l. c. S. 21, 24; Wiedersheim l. c. S. 240, 244.

3) Pfeffer, l. c. S. 28. Vgl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. 2, S. 513.

4) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 136; Kosanin, Über d. Einfluß von Temperatur u. Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter 1905, S. 44.

5) Es ist schon in meiner Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. 2, S. 489 bemerkt, daß die in den periodischen Bewegungen als Siegesbeckia flexnosa bezeichnete Pflanze zu Siegesbeckia orientalis gehört.

reaktion abgeht. Denn die schwache Senkung, die eine Verdunklung hervorruft[1]), wird, wie bei Phaseolus (S. 364), durch den Ausgleich der heliotropischen Orientierung verursacht und tritt nicht mehr ein, wenn die stärkere Beleuchtung der Blattoberseite durch die Beschattung mit einer Pappscheibe beseitigt ist. Bei solcher Beschattung nehmen auch die jüngeren Blätter eine etwas geneigte Lage ein, und in noch höherem Grade ist dieses bei den älteren der Fall, die sich ohnehin schließlich, bei normalen Beleuchtungsverhältnissen, nicht mehr aus der stark gesenkten Lage erheben.

Man muß sich deshalb bei den Versuchen in künstlicher Beleuchtung an jüngere Blätter halten. Indem man von ca. 50 mm langen Blättern ausgeht und die Pflanze bei etwa 17° C. hält, ist es aber mög-

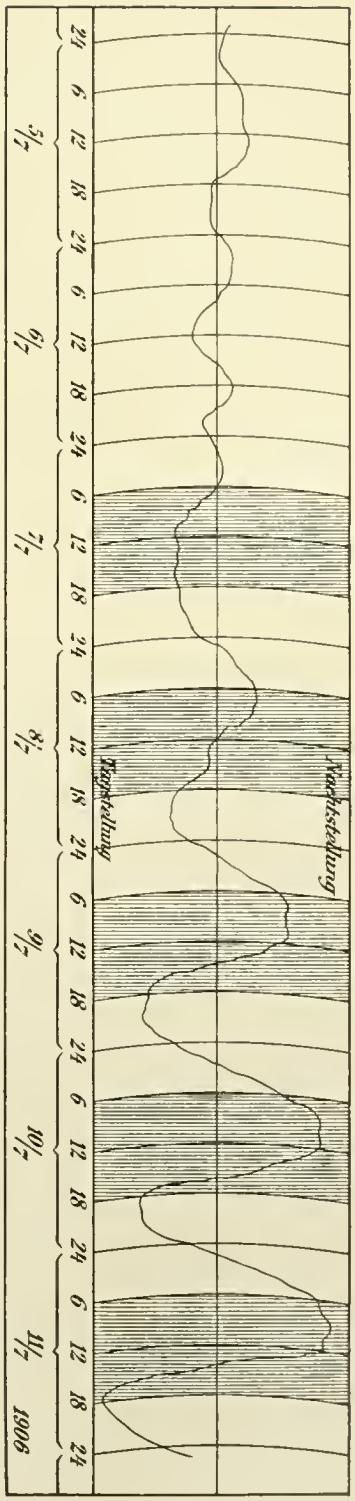


Fig. 35.

Sieversbeckia orientalis. Die Pflanze befand sich seit dem 1. 7. 1906 in kontinuierlicher Beleuchtung (zusammen 4 Tantallampen). Am 4. 7. wurde dann ein inzwischen zu 50 mm Länge herangewachsenes Blatt bandagiert und vom 7. 7. ab ein 12 : 12 stündiger Beleuchtungswechsel in der Art eingeführt, daß nicht völlig verdunkelt, sondern die Beleuchtung jedesmal nur auf ca. 1/6 des bisherigen Wertes herabgesetzt wurde (vgl. S. 299). Die Entfernung zwischen Blattbasis und Anheftepunkt des Fadens betrug bei Beginn des Versuchs 28 mm und am 11. 7. 36 mm. Schreibhebel 110 : 160 mm. Temperatur 16,5—16,8° C. 2/3 der natürlichen Größe.

1) Es ist dieses die Senkung, der auch schon in meinen Periodischen Bewegungen S. 39 gedacht ist.

lich, dasselbe Blatt während 10 Tagen zum Registrieren zu benutzen. Dabei muß man der Abwärtsbewegung des Blattes durch eine Wiederlage (S. 267) in der Weise eine Grenze setzen, daß der Verbindungsfaden (f. Fig. 1, S. 265) nicht mit der behaarten Blattoberseite in Berührung kommt.

Bei diesen Registrierversuchen, zu denen ca. 100 mm hohe Pflanzen benutzt wurden, konnten bei kontinuierlicher Beleuchtung Nachschwingungen der Tagesperiode konstatiert werden, die nach 3—5 Tagen ausgeklungen waren. Es wurden dann nur noch kleinere Oszillationen in einem kürzeren, ziemlich unregelmäßigen Rhythmus ausgeführt, die sich ebenso bei Blättern zeigten, welche während einer mehrtägigen kontinuierlichen Beleuchtung zu einer Länge von ca. 50 mm herangewachsen und dann bandagiert worden waren (Fig. 35, 5. 7. und 6. 7). Bei diesen wurde nun durch einen 12 : 12stündigen Beleuchtungswechsel wieder die tagesrhythmische Bewegung hervorgerufen. Hierbei trat die durch das Zusammengreifen der Nachschwingungen und der neuen Reizwirkungen erzielte Akkumulation schön hervor, als, in der S. 299 angegebenen Weise, anstatt der vollen Verdunklung nur eine Dämpfung des Lichts bis auf ungefähr $^1/_5$ des vollen Wertes vorgenommen wurde (Fig. 35). Daß es sich bei der Kurve Fig. 35 tatsächlich um eine Zunahme der Krümmungsbewegung und nicht um eine durch den Zuwachs des Blattes bedingte Vergrößerung des Ausschlags handelt, wurde durch die gleichzeitige Beobachtung der Winkelbewegung des benutzten Blattes konstatiert. Zudem ergab sich, daß in der bei 17° C. von einem schlaftätigen Blatte geschriebenen Kurve die Amplitude im Laufe von 4 Tagen nur wenig zunahm.

Die allmähliche Akkumulation tritt somit deutlicher hervor, als bei den Versuchen mit den Blättchen von Albizzia (Fig. 17 S. 325) und dem Primärblatt von Phaseolus (S. 350). Wenn die volle Amplitude in diesen Versuchen mit Siegesbeckia in 3—4 Tagen, in meinen früheren Experimenten[1]) aber in 5 Tagen erreicht wurde, so mag das durch das Material oder durch die Versuchsbedingungen verursacht sein. Denn in meinen früheren Versuchen wurde die zwischen den Küvetten befindliche Pflanze im höheren

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 40. Im übrigen wurde auch in diesen Versuchen das allmähliche Ausklingen der Tagesperiode usw. beobachtet.

Grade erwärmt (vgl. S. 302), und es ist nicht ausgeschlossen, daß hierdurch eine gewisse Benachteiligung der Pflanze herbeigeführt wurde, die dann erst nach der allmählichen Ausgleichung dieser Benachteiligung die volle Bewegungsamplitude erreichte. Daß die Blätter von Siegesbeckia unter ungünstigen Kulturbedingungen nur geringe Schlafbewegungen ausführen, ist von Darwin[1]) beobachtet worden.

1) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, S. 327.

Kapitel IV.

Allgemeines.

§ 13. Die Ursachen der Schlafbewegungen.

Aus unseren Versuchen hat sich, in Übereinstimmung mit meinen früheren[1]) Erfahrungen und Schlußfolgerungen, ergeben, daß die Schlafbewegungen aitiogene[2]) Reaktionserfolge sind, die, je nach der spezifischen Sensibiliät der Objekte, vornehmlich durch den tagesrhythmischen Wechsel der Beleuchtung oder der Temperatur oder auch durch das Zusammengreifen beider Faktoren, hervorgerufen werden. Es wird dieses dadurch erwiesen, daß die Schlafbewegungen schnell oder langsam ausklingen, wenn die veranlassenden Reizanstöße aufhören, wenn also die Pflanze bei konstanter Beleuchtung und Temperatur, überhaupt bei konstanten Außenbedingungen gehalten wird, und daß dann jederzeit die normalen Schlafbewegungen durch die Einführung eines natürlichen oder künstlichen Beleuchtungs- oder Temperaturwechsels wieder hervorgerufen werden können. Eine solche Induktion der tagesperiodischen Bewegungen gelingt natürlich ebensogut bei Pflanzen, die unter konstanten Außenbedingungen erwuchsen, und die deshalb bis zu dem Beginn des Beleuchtungs- oder Temperaturwechsels keine Schlafbewegungen ausführten. Diese beruhen also nicht auf einer erblich überkommenen tagesrhythmischen Bewegungstätigkeit, die durch den täglichen Wechsel der Außenbedingungen reguliert wird (vgl. S. 259), sondern kommen durch eine typische (aitionastische) Reizreaktion zustande, die selbstverständlich die Existenz einer entsprechenden Sensibilität und Reaktionsfähigkeit voraussetzt.

Von diesen aitionastischen Tagesbewegungen sind zu unterscheiden die autonomen Bewegungen, die eben dadurch charakterisiert

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 36, 172.

2) Über die Bedeutung dieser Bezeichnung vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 356, 476.

sind, daß sie auch bei voller Konstanz der Außenverhältnisse durch ein selbstregulatorisches Walten veranlaßt und dirigiert werden.[1]) Die Unabhängigkeit beider ergibt sich schon daraus, daß z. B. die Blättchen von Desmodium gyrans[2]) zwar sehr lebhafte und ansehnliche autonome Bewegungen aber keine Schlafbewegungen ausführen, während den in hervorragender Weise schlaftätigen Blättchen von Albizzia lophantha und Mimosa Speggazzinii eine auffallende autonome Bewegungstätigkeit abgeht. Werden aber gleichzeitig beide Bewegungstätigkeiten angestrebt, so muß sich eine Resultante ergeben, und es ist beachtenswert, daß die Inanspruchnahme durch die aitionastische Tätigkeit gewöhnlich ein starkes Zurückdrängen der autonomen Krümmungsbestrebungen zur Folge hat (vgl. § 21). Jedoch läßt sich z. B. bei dem Blatte von Phaseolus, besonders bei schwacher aitionastischer Reizwirkung, verfolgen, daß die autonomen Bewegungen in ihrem üblichen, viel kürzeren Rhythmus neben der tagesperiodischen Bewegungstätigkeit fortgesetzt werden, daß also die Schlafbewegungen auch dann nicht durch eine zeitliche Regulierung der autonomen Bewegungstätigkeit zustande kommen, wenn diese tatsächlich vorhanden ist.

Es kann aber kaum zweifelhaft sein, daß die obigen, allgemeinen Schlußfolgerungen, die zunächst aus den Erfahrungen an einigen Objekten abgeleitet sind, für die Schlafbewegungen aller Laubblätter und Blüten gelten. Denn einmal dienten zu unseren Versuchen Pflanzen, die in ausgezeichneter Weise schlaftätig sind, und ferner gilt dieses auch in bezug auf meine früheren Experimente (Periodische Bewegungen 1875), die sich nicht nur auf Laubblätter, sondern auch auf Blüten erstreckten. Ferner ist noch von keiner schlaftätigen Pflanze ein Verhalten bekannt geworden, das gegen die fragliche Übereinstimmung spräche.

Ein Aufhören der Schlafbewegungen bei kontinuierlicher Beleuchtung wurde von mir in früheren Versuchen (l. c. S. 35) auch an den Blättchen von Trifolium pratense, sowie an dem Endblatt des Fiederblattes von Desmodium gyrans beobachtet. Ferner zeigte ich[3]), daß die Perigonzipfel der Blüten von Crocus und Tulipa

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, S. 379 und diese Arbeit S. 455.

2) Vgl. Pfeffer, l. c., S. 492.

3) Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873, S. 200.

im Dunkeln und bei konstanter Temperatur ihre Bewegungstätigkeit einstellen, obgleich sie, wie der Erfolg einer Temperaturveränderung zeigt, im vollen Maße reaktionsfähig sind. Das gilt ebenso z. B. für die Blüten von Bellis perennis[1]), die nach dem Einbringen in das Dunkle bald ihre Schlafbewegungen aufgeben, sowie für die Blüten von Oxalis rosea[2]), die sich im Dunkeln (und bei konstanter Temperatur) entfalten, ohne Schlafbewegungen auszuführen. Überhaupt scheinen viele schlaftätige Blüten im Dunkeln und bei konstanter Temperatur ziemlich bald ihre Bewegungstätigkeit einzustellen. Aber auch bei den Laubblättern hören allgemein bei solchen konstanten Außenbedingungen nach kürzerer oder längerer Zeit die tagesperiodischen Bewegungen auf, jedoch ist es nicht immer leicht zu entscheiden, ob und inwieweit dieser Erfolg durch die pathologischen Zustände (den Starrezustand) bedingt ist, die sich infolge der Lichtentziehung ausbilden.[3])

Die Annahme einer erblichen, tagesperiodischen Bewegungstätigkeit[4]) würde wohl nie Boden gewonnen haben, wenn nicht die Nachschwingungen existierten, welche bei den älteren Versuchen von Sachs u. a. (vgl. S. 259, 314, 330) wohl vielfach ansehnlicher ausfielen und länger anhielten als es bei voller Konstanz der Außenbedingungen der Fall gewesen sein würde. Denn da bei diesen, zumeist im Dunkeln ausgeführten Versuchen, sich die Temperaturschwankungen wohl in der Regel in einem täglichen Turnus wiederholten, so dürften durch die so erzielten thermonastischen Reizerfolge die Nachschwingungen vergrößert und vielleicht eine tagesrhythmische Bewegungstätigkeit bis zum Eintritt der Dunkelstarre unterhalten worden sein (vgl. S. 314, 372). Bis zu diesem Punkte halten aber auch die autonomen Bewegungen an, die bei den älteren Versuchen (vor Sachs) gewöhnlich nicht getrennt gehalten und demgemäß als eine Fortsetzung der Tagesperiode angesehen wurden. Ein Auseinanderhalten unterblieb auch bei den Versuchen, die A. P. de Candolle (vgl. S. 259) in künstlicher Beleuchtung anstellte,

1) Pfeffer l. c. 1873, S. 204. Nach Oltmanns (Bot. Zeitung 1895, S. 44) hören die Schlafbewegungen auch schon bei sehr schwacher Beleuchtung auf.

2) Pfeffer l. c. 1875, S. 37.

3) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 532.

4) Vgl. S. 259. — Näheres über die historische Entwicklung unserer Kenntnis der Schlafbewegungen findet man in meinen Periodischen Bewegungen 1875, S. 30, 163 usw.

Versuche, bei denen die Temperatur oder andere Außenbedingungen so veränderlich gewesen sein müssen, daß hierdurch erhebliche Reizbewegungen ausgelöst wurden. Denn nur so ist es verständlich, daß de Candolle z. B. bei einem bevorzugten Versuchsobjekt, bei den Blättchen von Mimosa pudica, in kontinuierlicher Beleuchtung die Fortdauer einer ansehnlichen tagesrhythmischen Bewegungstätigkeit beobachtete, während diese Blättchen bei Dauerbeleuchtung offenbar bald ihre Bewegungen so weit einstellen, daß sie bei direkter Beobachtung nicht mehr bemerklich sind (vgl. S. 340). Auch müssen der Gang der Temperatur oder andere Versuchsbedingungen die Ursache sein, daß es de Candolle nicht in allen Fällen gelang, durch Verlegung der Beleuchtung auf die Nachtzeit die Bewegungsphasen um 12 Stunden zu verschieben, da eine solche Verschiebung bei allen von mir untersuchten Pflanzen leicht zu erzielen war.

So wenig wie die angedeuteten Versuchsresultate sprechen auch gegen unsere Schlußfolgerungen die experimentellen Befunde Semons, der merkwürdigerweise die Existenz einer erblichen, tagesperiodischen Bewegungstätigkeit erwiesen zu haben glaubt, während er faktisch nur für die Erblichkeit einer Reaktionsfähigkeit plädiert, die derart sein soll, daß die durch den Lichtwechsel angeregten Bewegungen in jedem Falle tagesrhythmisch verlaufen (vgl. S. 333). In Wirklichkeit kommt freilich eine solche Eigenschaft gerade dem Versuchsobjekt Semons, den Blättchen von Albizzia lophantha nicht zu. Denn bei diesen kann durch den Wechsel der Beleuchtung nicht nur ein dem Tageswechsel entsprechender, sondern z. B. auch ein kürzerer Beleuchtungsrhythmus hervorgerufen und dauernd unterhalten werden (vgl. S. 318, 332).

Mit dem Nachweis, daß die Schlafbewegungen durch den Wechsel der Außenbedingungen hervorgerufen werden, also aitiogenen Ursprungs sind, ist noch nichts näheres über die Reiz- und Reaktionsprozesse ausgesagt, die also sehr wohl in weitgehender Weise spezifische Differenzen bieten könnten. Ein Unterschied in bezug auf den Reizanstoß besteht schon darin, daß die Tagesbewegungen vielfach, so bei den meisten Laubblättern, hauptsächlich durch den Lichtwechsel, in anderen Fällen aber, so bei nicht wenigen Blüten, hauptsächlich durch den Temperaturwechsel ausgelöst werden. In dieser Hinsicht ist das Nötige in meiner Physiologie (II. Aufl., Bd. II, S. 482 ff.) zusammengestellt, in der auch hervorgehoben ist, daß es sich nur um relative Sensibilitätsdifferenzen handelt, daß

also wohl ein jedes schlaftätige Organ, sowohl auf Beleuchtungswechsel als auch auf Temperaturwechsel, jedoch in einem relativ ungleichen Grade reagiert. Ob freilich, wie es den Anschein hat, und wie es für das Zusammenwirken in der Natur vorteilhaft erscheint, durch die Zunahme (ebenso durch die Abnahme) der Beleuchtung und der Temperatur in allen Fällen eine gleichsinnige Bewegungstätigkeit ausgelöst wird, ist noch nicht genügend untersucht und soll hier nicht weiter diskutiert werden, da in diesen Studien ohnehin der Einfluß der Temperaturschwankungen nicht näher verfolgt wurde (vgl. übrigens S. 330, 368).

In der Natur werden begreiflicherweise am regelmäßigsten diejenigen tagesperiodischen Bewegungen ausfallen, die hauptsächlich von dem Beleuchtungswechsel abhängen, da der tägliche Gang der Temperatur nicht so gleichmäßig verläuft und da gelegentlich sogar einmal in der Nacht die höchste Erhebung der Temperatur eintritt. Ob es auch typische, also durch eine physiologische Reaktion erzeugte Schlafbewegungen gibt, die durch die tägliche Veränderung der Feuchtigkeit dirigiert werden, ist noch nicht entschieden (vgl. meine Physiologie, Bd. II, S. 497). Natürlich kann aber, sofern die zureichende Reaktionsfähigkeit vorhanden ist, durch die rhythmische Veränderung eines jeden Agens auch eine entsprechende periodische Bewegungstätigkeit veranlaßt werden.[1])

Daß es sich bei den Schlafbewegungen um aitionastische, d. h. um solche Reaktionen handelt, die durch die diffuse, also nicht durch die einseitige Wirkung eines Agens veranlaßt werden[2]), ist für die durch Temperaturschwankungen erzielten Erfolge selbstverständlich, aber auch für die von der Beleuchtung abhängigen leicht zu erweisen. Denn diese werden nicht nur durch die nicht in zureichender Weise einseitig wirkende Tantalbeleuchtung, sondern auch dann ausgelöst, wenn durch die Beschattung der Oberseite des Blattes dafür gesorgt ist, daß diese nicht mehr oder sogar weniger Licht empfängt, als die Unterseite (S. 363, 383, 391). Da aber in natürlichen Verhältnissen die Oberseite gewöhnlich etwas stärker beleuchtet wird, so kann hierdurch eine helio-

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 248.

2) Daß es sich bei Nastien und Tropismen um die Unterscheidung von Typen handelt, die durch Bindeglieder verknüpft sind, und die sich nicht immer scharf auseinanderhalten lassen, habe ich an anderer Stelle (Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 356) hervorgehoben.

tropische Orientierung zustande kommen, deren Ausgleich beim Verdunkeln, sowie deren Wiederherstellung beim Erhellen eine entsprechende Krümmungsbewegung des Blattes herbeiführen (S. 365, 391). Es handelt sich hierbei um eine besondere Beigabe, die natürlich ebensogut einen gewissen Einfluß auf den näheren Verlauf der Schlafbewegungen ausübt, wie andere akzessorische Reaktionen, die zur Erzeugung der Schlafbewegungen nicht nötig sind (S. 392, 395, 383). Das Reaktionsvermögen, das diesen zu Grunde liegt, bietet übrigens spezifische Eigentümlichkeiten, wie bereits bei der Besprechung der einzelnen Pflanzen mitgeteilt ist und fernerhin noch im Zusammenhang besprochen werden soll.

§ 14. Allgemeines über das Reaktionsvermögen und den Reaktionsvorgang.

Da die Schlafbewegungen zu den aitionastischen Erfolgen zählen, so muß bei ihrer Beurteilung die Gesamtheit dieser Reaktionen berücksichtigt werden. In diesem Sinne habe ich schon bisher die Sachlage aufgefaßt, und indem ich die Behandlung dieses Gegenstandes in meiner Physiologie (II. Aufl., Bd. II, S. 476ff.) als bekannt voraussetze, kann ich mich hier auf die Schlafbewegungen im engeren Sinne, d. h. auf diejenigen ansehnlichen aitionastischen (photo- und thermonastischen) Krümmungsbewegungen beschränken, die sich im Zusammenhang und in Abhängigkeit vom Tageswechsel abspielen. Jedoch ist zu beachten, daß sich diese Schlafbewegungen in prinzipieller Hinsicht nicht von denjenigen aitionastischen Bewegungsreaktionen unterscheiden, die uns nicht so auffällig entgegentreten, weil sie geringfügig sind, oder weil sie infolge der besonderen Reaktionsverhältnisse nicht dem Tagesrhythmus folgen.[1]) Denn auch die Nachschwingungen

1) Wenn Ch. Darwin (Bewegungsvermögen 1881, S. 235) vom teleologischen Standpunkt aus die tagesrhythmischen (aitionastischen) Bewegungen nur dann als Schlafbewegungen anspricht, wenn sie eine gewisse Amplitude überschreiten, so ist doch eine solche Unterscheidung bei kausal-physiologischer Betrachtung nicht zulässig. Faktisch gibt es alle Abstufungen und zudem läßt sich die Bewegungsgröße durch Abschwächung des Reizes oder durch Herabsetzung der Reaktionsfähigkeit beliebig herunterdrücken. — J. Ch. Bose (Plant response 1906, S. 686), der überhaupt die Literatur fast gar nicht beachtet, sagt mit dem Anschluß der Schlafbewegungen an die schwächeren ailionastischen Bewegungen nichts neues. Die näheren Interpretationen Boses lassen aber vielfach die Unkenntnis der ge-

sind keine spezifische Eigentümlichkeit der Schlafbewegungen, wenn sie auch bei diesen, wenigstens zum Teil, in bevorzugter Weise ausgebildet sind (vgl. § 18).

Zur allgemeinen Orientierung sei hier wiederum hervorgehoben, daß eine physiologische Dorsiventralität notwendig ist, damit bei Änderung der diffusen Außenbedingungen, eine relativ ungleiche Dimensionsänderung der antagonistischen Gewebe und hierdurch eine Krümmungsbewegung eintritt, gleichviel ob diese durch Wachstum (Nutation) oder durch elastische Verlängerung oder Verkürzung (Variation) vermittelt wird. Sofern diese Dimensionsänderungen der antagonistischen Flanken ungleich schnell verlaufen, aber schließlich denselben Wert erreichen, wird nur eine transitorische Oszillation eintreten, während die Gleichgewichtslage dauernd verschoben wird, wenn sich das relative Wachstums- oder Expansionsverhältnis bei dem Übertragen in eine andere Beleuchtung oder Temperatur dauernd verändert. Letzteres geschieht z. B. in ansehnlicher Weise bei den Blüten von Crocus und Tulipa, die bei höherer Temperatur weit, bei niederer Temperatur aber weniger geöffnet oder ganz geschlossen sind. Dagegen vollführen z. B. die Blätter von Albizzia, Mimosa, Phaseolus, Impatiens, überhaupt viele schlafende Laubblätter, bei Veränderung der Beleuchtung in der Hauptsache eine transitorische Oszillation, kehren also schließlich, trotz der bleibenden Verschiebung der Beleuchtung, annähernd in die frühere Gleichgewichtslage zurück.

Diese beiden Typen lassen sich aber nicht streng auseinanderhalten, sind vielmehr durch Bindeglieder auf das innigste miteinander verknüpft. Denn einmal ist die Gleichgewichtslage derjenigen Blätter, die eine typische transitorische Oszillation ausführen, im Licht und im Dunkeln wohl immer etwas und zuweilen, wie u. a. bei den jungen Blättchen von Albizzia und Mimosa (S. 310, 337), sogar erheblich verschieden, und ferner kann der Übergang in eine neue Gleichgewichtslage mit einer ansehnlichen transitorischen Oszillation verknüpft sein. Das ist z. B. bei den Blüten von Crocus und Tulipa der Fall, deren Perigonzipfel sich bei dem plötzlichen Versetzen in eine höhere Temperatur vorüber-

sicherten physiologischen Erfahrungen erkennen. So bedarf z. B. die Annahme, die Krümmung, sei eine Folge davon, daß die Beleuchtung bzw. die Verdunklung direkt das Überwandern des Wassers von der einen zur andern Längshälfte des Organs bewirke, keiner besonderen Widerlegung.

gehend weit über die den neuen Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage bewegen.[1])

Ähnliche Bewegungsverhältnisse kann man auch mit zwei zu einer Einheit verbundenen Metallstreifen erhalten. Denn wenn diese, wie bei einem Metallthermometer, aus zwei verschiedenen Metallen bestehen, so tritt mit einer Temperaturänderung eine bleibende Verschiebung der Gleichgewichtslage ein. Das ist zwar nicht der Fall, wenn beiden Metallstreifen derselbe Ausdehnungskoeffizient zukommt, jedoch wird sich bei dem Übergang in eine andere Temperatur eine transitorische Krümmungsbewegung abspielen, wenn der eine der Metallstreifen mit einem schlechten Wärmeleiter umhüllt ist und deshalb langsamer die Temperatur der Umgebung annimmt als der andere. Eine transitorische Bewegung über die der veränderten Temperatur entsprechende neue Gleichgewichtslage hinaus wird sich aber auch einstellen, wenn der eine der Metallstreifen eines Metallthermometers mit einem schlechten Wärmeleiter umgeben ist.

Diese Beispiele können zugleich veranschaulichen, daß die durch die Verhältnisse bedingte Verschiebung der Gleichgewichtslage unbedingt eintritt, während die transitorische Oszillation abgeschwächt wird und schließlich ganz ausfällt, wenn dafür gesorgt ist, daß sich der Temperaturwechsel genügend langsam vollzieht. Tatsächlich wird bei den Blüten von Crocus und Tulipa, bei sehr allmählichem Temperaturübergang, die transitorische Oszillation auf ein Minimum reduziert und es ist kaum zu bezweifeln, daß sich dasselbe Resultat auch bei den Blättern von Albizzia, Mimosa, Phaseolus usw. ergeben wird, wenn man die Zeit des Lichtübergangs sehr verlängert. Denn nur das spezifische Reaktionsvermögen dieser Objekte bringt es mit sich, daß anscheinend noch die volle photonastische Reaktion eintritt, wenn sich der Übergang von Hell zu Dunkel (oder umgekehrt) z. B. in 2 Stunden abspielt (S. 323, 350).

Da es für das reaktionelle Verhalten einerlei ist, auf welche Weise die zureichende physiologische Dorsiventralität und Reaktionsfähigkeit gewonnen sind, so sei hier nur daran erinnert, daß es sich in den meisten Fällen um eine inhärente, bei einigen Objekten aber um eine labil induzierte physiologische Dorsiventralität

1) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 131; Pflanzenphysiologie II. Aufl., Bd. 2, S. 477.

handelt. Letzteres ist bei den Blattgelenken von Phaseolus der Fall, die bei der Eliminierung der einseitigen Schwerkraftwirkung ihre Schlaftätigkeit einstellen, und deren antagonistischen Hälften ihr Verhalten bei einer photonastischen Reaktion umtauschen, wenn die Pflanze auf den Kopf gestellt wird.[1]) Schon hieraus ist zu ersehen, daß die aitionastische Reaktionsfähigkeit nicht eine wahrnehmbare morphologische oder anatomische Dorsiventralität voraussetzt, deren Existenz andererseits noch nicht eine nennenswerte aitionastische Reaktionsfähigkeit bedingt. Diese kann sowohl in den motorischen, als auch in den sensorischen Befähigungen, also auch in Sensibilitäten begründet sein, deren Vorhandensein sich nicht in den wahrnehmbaren Strukturverhältnissen zu erkennen gibt.

Zu den obigen Schlußfolgerungen bedarf es keiner näheren Kenntnis der Eigenheiten und der spezifischen Verschiedenheiten des Reaktionsvermögens, sowie der mechanischen Mittel zur Ausführung der Bewegungen. Daß tatsächlich verschiedene mechanische Mittel verwandt werden, ergibt sich schon daraus, daß die Krümmungsbewegungen teilweise durch Wachstum, teilweise durch elastische Expansionsänderungen (Variation) erzielt und vermittelt werden. Da aber meine derzeitigen Studien nicht auf die weitere Aufklärung der Bewegungsmechanik gerichtet waren, so kann ich auf die Behandlung dieses Gegenstandes in meiner Physiologie (II. Aufl., Bd. II, S. 513 ff.) verweisen und mich hier auf einige Andeutungen beschränken.

Aus der besagten Zusammenfassung ist zu ersehen, daß bei den thermonastischen und photonastischen Reaktionen vielfach eine transitorische Wachstumsbeschleunigung eintritt, die sich relativ schneller in der zunächst konvex werdenden Flanke abspielt, also erst später oder langsamer in der antagonistischen Flanke beginnt, in der (wenigstens bei Organen, die in die Ausgangslage zurückkehren) schließlich dieselbe Zuwachsgröße erzielt wird.[2]) Da diese zeitliche Sukzession der Wachstumsbeschleunigung sich auch dann einstellt, wenn die Ausführung der angestrebten Krümmungsbewegung durch eine Wiederlage unmöglich gemacht ist, so folgt, daß diese Aufeinanderfolge schon durch den besonderen

1) Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, S. 508.
2) Vgl. auch Wiedersheim, Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. 40, S. 230.

Verlauf der aitionastischen Reizung bestimmt und reguliert wird. Im übrigen habe ich in der besagten Zusammenfassung hervorgehoben, daß eine solche Wachstumsbeschleunigung zur Realisierung einer aitionastischen Krümmungsbewegung nicht allgemein notwendig ist, und daß auch noch empirisch entschieden werden muß, ob eine Wachstumsbeschleunigung auch bei allen Nachschwingungen, bei den autonomen Bewegungen usw. eintritt (vgl. auch S. 396).

Bei den Variationsbewegungen handelt es sich in jedem Falle um eine ungleiche Expansionsänderung in den antagonistischen Geweben. Da sich nun die Biegungsfestigkeit des Gelenkes bei der Ausführung der autonomen Bewegungen und der Nachschwingungen nicht wesentlich ändert, so ist daraus zu schließen, daß die Summe der Spannungen dieselbe bleibt, d. h., daß die Expansionsenergie in der jeweils konkav werdenden Gelenkhälfte abnimmt, während sie gleichzeitig in der konvex werdenden Gelenkhälfte zunimmt. Demgemäß zeigt die zum Teil erhebliche Steigerung der Biegungsfestigkeit in der Nachtzeit an, daß sich am Abend eine Zunahme der Expansionsenergie einstellt, die sich schließlich auf beide Gelenkhälften erstreckt, da die Biegungsfestigkeit unverändert bleibt, während die im Dunkeln verweilenden Blätter die transitorische Ablenkung ausgleichen.[1])

Nähere Untersuchungen werden aber zu entscheiden haben, ob diese Zunahme der Expansionsenergie zur Erzielung der Schlafbewegung notwendig ist, oder ob sie nur einer nebenher laufenden Reaktion entspringt, die durch Verdunklung ausgelöst wird. Ich will indes zur Zeit auf diese Fragen nicht eingehen, die zum Teil erst durch die in dieser Arbeit mitgeteilten Beziehungen präzisiert wurden und auf Grund dieser Erfahrungen auch einer empirischen Behandlung zugänglich geworden sind. Sollte sich z. B. herausstellen, daß eine Abnahme der Biegungsfestigkeit nicht eintritt, während das am Licht verbleibende Blatt von Phaseolus eine photonastische Reaktion ausführt, die durch die Erhellung induziert wurde (S. 343), so würde damit gesagt sein, daß die Zunahme der Expansionsenergie einer akzessorischen Reaktion entspringt, welche durch die Verdunklung ausgelöst wird. Auch wird zu ermitteln sein, ob und wie sich die Expansionsenergie ändert, wenn

1) Näheres siehe Pfeffer, l. c. S. 522.

bei kontinuierlicher Beleuchtung eine thermonastische Reaktion des Blattes von Phaseolus usw. herbeigeführt wird (S. 368). Dabei ist zu beachten, daß mit der Erhöhung der Temperatur auch die Biegungsfestigkeit toter, imbibierter Gewebe abnimmt.[1]) Schon deshalb ist nichts Bestimmtes aus den ohnehin zu anderen Zwecken angestellten Versuchen Kosanins zu entnehmen, nach denen sich die Biegungsfestigkeit lebender Gelenke bei erheblichen Temperaturschwankungen nicht wesentlich ändert.

Die aitionastische Auslösung tritt natürlich auch dann ein, wenn die Ausführung der angestrebten Bewegung durch eine Wiederlage unmöglich gemacht ist. Daß hierbei eine sehr ansehnliche Energie entwickelt wird, ergaben Versuche, bei denen der zur Hemmung nötige Gegendruck gemessen und aus dessen Schwankungen zugleich ermittelt wurde, daß sich unter diesen Bedingungen die Reaktion (die Bewegungsbestrebungen) in der üblichen Weise abspielt.[2]) Dementsprechend erhielt ich neuerdings eine ähnliche Kurve wie bei der freien Bewegung des Blattes, als ich die Spitze eines Blattes von Phaseolus vitellinus so gegen den kurzen Arm des Hebeldynamometers wirken ließ, daß die angestrebte volle Schlafbewegung nur eine Bewegung des Blattes um $1^1/_2$—2 Grad zu erzielen vermochte und als ich diese Bewegung 20fach vergrößert registrierte.[3])

Diese Erfahrungen zeigen zugleich, daß die Bewegungsbestrebungen auch dann andauern, wenn die Blätter durch das gegenseitige Aneinanderlegen (wie bei Mimosa usw.) oder durch das Anpressen an den Stengel an der weiteren Fortführung der Bewegung gehindert werden.[4]) Unter solchen Umständen wird man wohl annehmen dürfen, daß, wie es das Hebeldynamometer anzeigt, das Umsetzen der Bewegungsbestrebung, also das Zurückgehen der Anpressungsenergie, gewöhnlich annähernd dann eintritt, wenn die Hälfte der Zeit verstrichen ist, welche zwischen dem

1) Kosanin, Über den Einfluß von Temperatur und Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter 1905, S. 48, 52.

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 9, 97.

3) Es geschah das in der Weise, daß die Spitze des langen Hebelarms *h* des Hebeldynamometers (Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875. S. 9. Fig. 2) durch einen Faden mit dem kurzen Hebelarm des Schreibhebels (siehe Fig. 1, S. 265) verbunden wurde. Übrigens würde es vorteilhafter sein als Widerlage eine Metallfeder zu verwenden und den Ausschlag dieser zu registrieren.

4) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 48.

Beginn der Anpressung und der Wiederabhebung des Blattes verstreicht. Ferner geht aus dem Verhalten bei Hemmung der angestrebten Bewegung hervor, daß auch bei den Variationsbewegungen die Realisierung der Einkrümmung für die Regulierung des Verlaufs der aitionastischen Reaktion nicht nötig ist, obgleich die Einkrümmung, da wo sie eintritt, ebenfalls einen mitwirkenden regulierenden Faktor vorstellt.[1])

§ 15. Näheres über das Reaktionsvermögen.

Nach den allgemeineren Erörterungen wenden wir uns nunmehr zu den spezifischen Eigentümlichkeiten. Zu diesen gehört es, daß durch einen Beleuchtungswechsel sehr bald eine photonastische Bewegung bei den Blättchen von Albizzia und Mimosa, aber erst nach langer Zeit bei den Blättern von Phaseolus und Siegesbeckia, sowie bei den Blattstielen von Mimosa und Lourea ausgelöst wird.[2]) So kommt es, daß die Nachtstellung bei den zuerst genannten Objekten durch die abendliche Verdunklung, bei den übrigen aber durch die am Morgen eintretende Beleuchtung hervorgerufen wird.[3])

Eine weitere Eigentümlichkeit besteht darin, daß bei den Blättchen von Albizzia und Mimosa sowohl durch Verdunklung, als auch durch Erhellung eine sehr ansehnliche (aber entgegengesetzt gerichtete) Bewegung ausgelöst wird, während das Blatt von Phaseolus, sowie der Blattstiel von Mimosa, wesentlich nur auf Erhellung reagieren (S. 351, 382). Offenbar handelt es sich aber nur um zwei Typen, die, wie schon unsere Versuchsobjekte erkennen lassen, durch Abstufungen verknüpft sind. Denn einmal dürften das Blatt von Phaseolus und der Blattstiel von Mimosa in geringem Grade auch durch Verdunklung gereizt werden, und bei dem Blattstiel von Lourea ruft Verdunklung eine erhebliche Hebung hervor, die freilich geringer ausfällt als die durch Erhellung veranlaßte Senkung (S. 375).

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, S. 429, 596.

2) Wenn hier und im folgenden nur das Genus genannt ist, so ist stets die Spezies gemeint, die zu den in Kap. III mitgeteilten Hauptversuchen diente. Ferner haben wir stets den Hauptblattstiel von Mimosa Speggazzinii im Auge, wenn der Einfachheit halber vom Blattstiel der Mimosa geredet wird.

3) Dasselbe ist bei den Blättern von Impatiens der Fall, bei denen noch eine besondere Reaktion auf Verdunklung hinzukommt. Vgl. S. 392 u. 416.

Andererseits ist es fraglich ob Verdunklung und Erhellung auf die Blättchen von Albizzia unter allen Umständen eine gleichstarke Reizwirkung ausüben (S. 319), und außerdem ist es sehr wohl möglich, daß fernerhin Objekte gefunden werden, die in bezug auf die kurze Reaktionszeit mit Albizzia übereinstimmen, aber nur auf Verdunklung oder nur auf Erhellung ansehnlich reagieren.

Es kann aber auch in bezug auf die Dauer der Reaktionszeit nicht zweifelhaft sein, daß es zwischen den durch Albizzia und Phaseolus repräsentierten Typen Bindeglieder geben wird. Ohnehin ist die Reaktionszeit eine, in gewissen Grenzen veränderliche Größe.[1]) Ferner ist die Reaktionszeit bei dem Blattstiel von Lourea kürzer, als bei dem Blatte von Phaseolus und dem Blattstiel von Mimosa, so daß letztere die durch Erhellung am Morgen hervorgerufene tiefste Nachtstellung am Abend oder in der Nacht annehmen, während die tiefste Senkung des Blattstiels von Lourea schon in den Nachmittagstunden erreicht wird (S. 375). Wäre es andererseits möglich die Reaktionszeit der Blättchen von Albizzia genügend zu verlängern, so würde auch bei diesen die zur Nachtstellung führende Bewegung durch die am Morgen beginnende Beleuchtung ausgelöst werden. Da aber vielfach bei den Teilen eines Organes spezifisch verschiedene Sensibilitäten ausgebildet sind, so ist es nicht auffallend, daß z. B. bei dem Blatte von Mimosa das Reaktionsvermögen der Blättchen dem Typus Albizzia, das des Blattstiels dem Typus Phaseolus entspricht.

Die Beweise für das besagte Reaktionsvermögen von Phaseolus usw. ergeben sich aus dem Verhalten derjenigen Pflanzen, die bei dem Aufenthalt in kontinuierlicher Beleuchtung die tagesrhythmische Bewegungstätigkeit eingestellt oder nie begonnen haben. Denn bei diesen ruft dann, z. B. bei dem Blatte von Phaseolus, die Verdunklung, auch wenn sie bis zu 38 Stunden ausgedehnt wird, keine markierte photonastische Reaktion hervor, während 8—12 Stunden nach der Wiedererhellung die schnell verlaufende Senkung erfolgt, durch welche das Blatt in die Nachtstellung gebracht wird (S. 351).[2]) Dagegen wird bei den in kontinuierlicher Beleuchtung, sowie bei den im täglichen Beleuchtungswechsel ge-

1) Vgl. z. B. in bezug auf Mimosa pudica S. 384.

2) Siehe ferner über die Blattstiele von Mimosa S. 382; über die Blattstiele von Lourea S 375, über die Blätter von Siegesbeckia S. 398, über die Blätter von Impatiens S. 388.

haltenen Blättchen von Albizzia und Mimosa schon 10—30 Minuten nach der Verdunklung der Beginn der Schließungsbewegung bemerklich, und da Erhellung die entgegengesetzt gerichtete Bewegung verursacht, so läßt sich z. B. ein 3 : 3 stündiger Bewegungsrhythmus hervorrufen, wenn man die Pflanze abwechselnd 3 Stunden in das Dunkle und in das Licht bringt (S. 318 u. 338).

Reagiert eine Pflanze so langsam wie die Blätter von Phaseolus, so vermag natürlich, auch bei den am Tageswechsel befindlichen Objekten, eine dreistündige Verdunklung nicht diejenigen photonastischen Bewegungen in merkliche Aktion zu setzen, durch welche die Schlafbewegungen verursacht werden. Da aber, wie wir noch sehen werden, akzessorische Reaktionen einen gewissen, oder sogar einen ansehnlichen Bewegungseffekt hervorrufen können, so läßt sich aus dem Einfluß der Verdunklung auf die am Tageslicht befindlichen Pflanzen nicht ohne weiteres ersehen, ob sich die Pflanze in bezug auf das den Schlafbewegungen zugrunde liegende Reaktionsvermögen dem Typus Phaseolus oder einem anderen Typus anschließt. Eben weil es auch schnell eintretende akzessorische Erfolge gibt, läßt sich nicht unmittelbar behaupten, daß ein Objekt dem Typus Albizzia angehört, wenn bald nach der Verdunklung eine ansehnliche Bewegungsreaktion beginnt.

Da bei der Gestaltung der tagesperiodischen Bewegungen, neben den bestimmenden photonastischen Reizen, auch die akzessorischen Reaktionen, sowie die Nachschwingungen usw. mitwirken, so läßt sich auch aus dem Verlauf der Tagesbewegungen nicht unmittelbar entnehmen, ob das eigentlich maßgebende Reaktionsvermögen dem Typus Albizzia, Phaseolus, oder einem anderen Typus entspricht. Tatsächlich ist es infolge des Zusammengreifens verschiedener Faktoren möglich, daß z. B. die Blättchen von Albizzia die Schließungsbewegung beginnen, bevor die abendliche Verdunklung einsetzt, durch welche in Wirklichkeit die Schlafbewegungen hervorgerufen werden. Der transitorische Charakter der Nachtstellungsbewegung, sowie das spezifische Reaktionsvermögen bringen es ferner mit sich, daß zwar die Blättchen von Albizzia usw. sich auch im Dunkeln allmählich in die Tagstellung begeben, daß aber die Annahme dieser durch die Wiederbeleuchtung verfrüht und beschleunigt wird (S. 312). Das geschieht auch bei dem mit langer Reaktionszeit ausgestatteten Blattstiel von Lourea, indem bei diesem erst nach

vielen Stunden die durch die abendliche Verdunklung ausgelöste Reaktion aktiviert wird, die demgemäß gleichsinnig mit der auf die Überführung in die Tagstellung hinarbeitenden, rückgängigen Bewegung zusammengreift. Ein solches Zusammengreifen spielt keine wesentliche Rolle bei dem Blatte von Phaseolus, das fast gar nicht auf Verdunklung reagiert und deshalb in ähnlicher Weise in die Tagstellung zurückkehrt, gleichviel, ob es nach der durch die Erhellung am Morgen erzielten Reizung dauernd am Licht bleibt, oder am Abend verdunkelt und am nächsten Morgen wieder erhellt wird (S. 367).

Bei diesen und den folgenden Betrachtungen ist vorausgesetzt, daß die Objekte, infolge des genügend langen Verweilens im Licht oder im Dunkeln, eine hohe Reaktionsfähigkeit gegenüber einem Beleuchtungswechsel gewonnen haben, wie es auch der Fall ist, nachdem die Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen während des Tags beleuchtet und während der Nacht verdunkelt waren. Auf die Herstellung dieser Reaktionsfähigkeit werden wir somit erst später (§ 16) eingehen. Ebenso sehen wir zunächst, bei der Betrachtung der primären Reaktionen, von den sich an diese anschließenden Nachschwingungen ab, die in § 18—20 besprochen werden sollen.

Dem Typus von Albizzia entsprechend, reagieren die Blüten von Crocus und Tulipa usw. schnell auf Temperaturwechsel, und zwar rufen sowohl Erhöhung als Erniedrigung der Temperatur eine ansehnliche und entgegengesetzt gerichtete Gleichgewichtsverschiebung und transitorische Oszillation hervor.[1]) Vermutlich wird es aber auch verschiedene Typen des thermonastischen Reaktionsvermögens geben. Darauf weisen schon unsere Versuche mit den Blättern von Phaseolus hin, nach denen diese langsam reagieren, die es aber unentschieden lassen, ob etwa in den Blättern von Phaseolus (analog wie bei Beleuchtungswechsel) nur durch die Steigerung der Temperatur eine ansehnliche Bewegung ausgelöst wird (S. 372). Da Übereinstimmung mit dem Verhalten gegenüber dem Licht nicht zu bestehen braucht, so müssen die angedeuteten, sowie andere Fragen empirisch entschieden werden (vgl. auch S. 330).

Bei allen diesen photo- und thermonastischen Reaktionen

1) Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873, S. 182; Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd 2, S. 494.

wird die Auslösung offenbar nicht durch den plötzlichen Übergang und die hierdurch hervorgerufene Störung, sondern dadurch bewirkt, daß die Pflanze mit dem Versetzen in andere Beleuchtungs- oder Temperaturverhältnisse auf die Herstellung des neuen, inneren Gleichgewichtszustandes hinarbeitet. Da wo das Blatt usw. eine neue Gleichgewichtslage annimmt, ist dieses selbstverständlich, doch ist leicht einzusehen, daß eine solche akkomodierende, innere Tätigkeit auch eine transitorische Krümmungsbewegung vermitteln kann, die z. B. ebenfalls eintritt, wenn ein System aus zwei gleichen, aber sich ungleich erwärmenden Metallstäben in einen wärmeren Raum gebracht wird (S. 407). Diese allgemeine Deutung fordert schon der Umstand, daß sich die Reizreaktion nach dem Beleuchtungswechsel nur allmählich, zum Teil sogar sehr langsam entwickelt, und daß keine Bewegungsreaktion ausgelöst wird, wenn die Pflanze, bei möglichst schnellem Wechsel, nur auf kurze Zeit in eine andere Beleuchtung gebracht wird. Gegen diese Deutung spricht, wie schon das analoge Verhalten der beiden Metallstäbe zeigt, natürlich nicht der Umstand, daß die transitorische Reaktion ausfallen wird, wenn der Übergang in andere Beleuchtungs- oder Temperaturverhältnisse langsam genug verläuft (S. 407).

Dabei ist es wohl möglich, daß durch die akkomodierende Tätigkeit verschiedene Reaktionen ausgelöst werden, von denen z. B. sehr wohl eine schneller verlaufen und durch Verlängerung der Übergangszeit leichter ausschaltbar sein kann als die andere. Andererseits ist es nicht ausgeschlossen, daß außerdem speziell durch den plötzlichen Wechsel und die hierdurch hervorgerufenen Störungen, wie es oft vorkommt[1]), besondere Reaktionen veranlaßt werden, was z. B. offenbar dann der Fall ist, wenn durch einen plötzlichen Beleuchtungswechsel in einem empfindlichen Blattstielgelenk von Mimosa pudica eine ebenso schnelle Bewegungsreaktion ausgelöst wird, wie durch eine Erschütterung. Da aber eine Unterscheidung zumeist schwer und in vielen Fällen, ohne nähere Einsicht in die Reizprozesse, unmöglich ist, so soll hier eine weitere Diskussion des Problems unterbleiben. Jedoch mag auf einige Fälle hingewiesen werden, in denen infolge der aitionastischen Reizung, also in Verbindung mit der Entwicklung der Vorgänge,

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 304, 478, 752.

die zur Erzielung der Schlafbewegung notwendig sind, noch eine besondere Bewegungsreaktion in Erscheinung tritt.

Eine solche besondere Reaktion kommt in auffälliger Weise bei den Blättern von Impatiens darin zur Geltung, daß die abendliche Senkung, analog wie bei Phaseolus, zwar durch die Erhellung am Morgen hervorgerufen wird, daß aber die Verdunklung ebenfalls eine, und zwar eine schnell eintretende und schnell verlaufende Senkungsbewegung auslöst, die also gleichsinnig mit der abendlichen Senkung zusammenwirkt. Da aber diese besondere Verdunklungsreaktion unter gewissen Bedingungen schwindet, während die Schlafbewegungen in normaler Weise fortdauern, so ist schon damit die Entbehrlichkeit dieser Reaktion dargetan, die zudem bei keinem derjenigen Objekte gefunden wurde, deren Nachtstellung durch die Erhellung am Morgen veranlaßt wird. (Näheres S. 392).

Dagegen bewirkt Verdunklung bei dem Blattstiel von Mimosa pudica eine gewisse Erhebung, die also am Abend eintritt und entgegengesetzt zu derjenigen abendlichen Senkungsbewegung des Blattstiels gerichtet ist, die durch Erhellung am Morgen ausgelöst wird. Daß aber dieser Verdunklungserfolg eine unwesentliche und entbehrliche Reaktion vorstellt, geht schon daraus hervor, daß er die abendliche Senkungsbewegung nicht aufhält, und daß diese akzesorische Reaktion nicht oder kaum bei dem Gelenke des Blattstiels von Mimosa Speggazzinii ausgebildet ist, obgleich dieser eine ähnliche Schlafbewegung ausführt wie der Blattstiel von Mimosa pudica (vgl. S. 383).

Ferner kann die Verdunklung eine Bewegung dadurch veranlassen, daß durch die Lichtentziehung die heliotropische Orientierung des Blattes aufgehoben und damit der Übergang in die den Verhältnissen entsprechende Gleichgewichtslage verursacht wird (S. 365, 391, 397). Wie ich früher dazu kam, die auf solche Weise enstandene Senkung des Blattes von Phaseolus als eine photonastische Reaktion anzusehen und demgemäß die abendliche Senkung als einen Erfolg der Verdunklung anzusprechen, ist S. 365 dargelegt worden.

Die geschilderten Reaktionen bieten zugleich weitere Beispiele dafür, daß die Zunahme der Beleuchtung nicht denselben physiologischen Effekt hervorruft wie die Abnahme. Denn die Blätter von Phaseolus reagieren wesentlich nur auf Erhellung (S. 351), und bei den Blättern von Impatiens bewirkt Verdunklung eine ansehn-

liche Senkung, während Erhellung keine Bewegung veranlaßt (S. 394). Daß ein solches Verhalten nichts ungewöhnliches ist, wurde wiederholt von mir hervorgehoben.[1]) Übrigens zeigt jede Remontoiruhr, daß die vorwärts gerichtete Drehung eine Spannung, die umgekehrt gerichtete Drehung aber keine Entspannung der Feder bewirkt.

§ 16. Fortsetzung.

Die weitere kausale Zergliederung der festgestellten Reaktionserfolge ist für das allgemeine Verständnis der Schlafbewegungen nicht gerade notwendig und soll hier auch nur in gewissen Zügen angedeutet werden. Wenn wir zunächst die Frage aufwerfen, inwieweit die Ausgiebigkeit und der zeitliche Verlauf der aitionastischen Bewegungen durch die sensorischen Prozesse oder die motorische Befähigung bedingt sind, so kann, in bezug auf die Variationsgelenke, kein Zweifel bestehen, daß die Aktionsfähigkeit eine schnellere Bewegungstätigkeit zulassen würde. Denn da die autonomen, sowie die heliotropischen und geotropischen Bewegungen viel schneller verlaufen als die Schlafbewegungen, so muß schon deshalb das trägere Tempo der letzteren durch die sensorischen Prozesse bestimmt werden, gleichviel, ob die Ursache in dem Verlauf des Perzeptionsvorgangs oder der Reizkette oder in der allmählichen Aktivierung der zur mechanischen Ausführung dienenden Mittel zu suchen ist.[2])

Bei den Nutationsbewegungen ist natürlich die Realisierung der Krümmungsbewegung von der Wachstumsbefähigung abhängig. Daß aber auch mit dieser ein schnelleres Tempo der Krümmungsbewegungen erzielbar ist als das tagesrhythmische, zeigen u. a. die thermonastischen Öffnungs- und Schließungsbewegungen der Blüten von Crocus und Tulipa, sowie die ebenfalls schnell verlaufende Verdunklungsreaktion des Blattes von Impatiens (S. 392). Wir haben deshalb, sowie nach Analogie mit den Gelenken und nach anderen Erwägungen, bei den Wachstumskrümmungen ebenfalls in erster Linie die sensorische Regulation für das bei den Schlafbewegungen eingehaltene Tempo verantwortlich zu machen.

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 504.

2) Ob die Lamina oder die motorisch tätige Partie des Organs den Reiz perzipiert, kann hier unerörtert bleiben. — Auch genügt es, zu wissen, daß sich die photonastische Reaktion zunächst nur auf das vom Beleuchtungswechsel betroffene Blatt erstreckt. Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 38.

Ferner muß auch das Zustandekommen eines nur geringen aitionastischen Reizerfolgs dann von den sensorischen Vorgängen abhängen, wenn das Organ nachweislich zu einer ansehnlichen Krümmungstätigkeit befähigt ist.

Da nun die Krümmungsbewegung sich als Folge der Reizung ergibt, so werden die auf die Krümmung hinarbeitenden Vorgänge auch dann in Tätigkeit treten, wenn die Ausführung der Bewegung durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist. Unter diesen Umständen kommen aber nachweislich dieselben Bestrebungen zur Geltung, die bei dem freien Blatte in dem Verlauf der Oszillationen ihren Ausdruck finden (vgl. S. 410). Daraus folgt, daß der Bewegungsgang in erster Linie durch die Entwicklung und den Verlauf des photonastischen Reizprozesses dirigiert wird, daß also insbesondere die Realisierung der Einkrümmung für die Wiederausgleichung der transitorischen Ablenkung nicht notwendig ist (vgl. S. 411).

Aus der ungleich langen Reaktionszeit ist wiederum zu ersehen, daß sich der Reizprozeß mit spezifisch verschiedener Schnelligkeit und bei bestimmten Objekten recht langsam abwickelt. Denn bei dem Blatte von Phaseolus können vom Beginn der Beleuchtung ab viele Stunden vergehen, bevor der Anfang der Bewegungsreaktion bemerklich wird (S. 355, 411). Ferner geht schon aus dem früher (S. 413) Gesagten hervor, daß sich die Induktion der Reizung allmählich abspielt. Speziell bei Phaseolus ist offenbar zur Induktion der maximalen Reizung eine vielstündige Beleuchtung notwendig. Denn wenn man eine Pflanze, nachdem sie sich am Morgen 1—3 Stunden am Tageslicht befunden hat, wieder in das Dunkle bringt, so tritt am Abend, trotz der Mitwirkung der Nachschwingungen, nicht die volle Schlafbewegung des Blattes ein, die sich aber einstellt, wenn die seit Sonnenaufgang beleuchtete Pflanze nach 2 Uhr Nachmittags verdunkelt wird. Eine nähere Bestimmung dieser Verhältnisse, die nicht in meinem Plane lag, ist nicht so einfach, da man z. B. bei exakten Versuchen mit Phaseolus, zur Vermeidung der Dunkelstarre[1]), von Pflanzen ausgehen müßte, die in einer schwachen Beleuchtung die Nachschwingungen der Tagesperiode eingestellt haben, während bei

1) Über Dunkelstarre vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 532; Jost, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 27, S. 457.

denjenigen Pflanzen, die sowohl auf Erhellung als auch auf Verdunklung reagieren, eben diese Eigenschaft Schwierigkeiten bereitet.

Näher verfolgt habe ich ferner nicht die Beziehungen zwischen dem Beleuchtungswechsel und der Reizwirkung, die anscheinend für denselben absoluten Lichtabfall geringer ausfällt, wenn sich die Pflanze bereits in einem hohen Lichtgenuß befindet.[1]) Weiter habe ich mich damit begnügt, festzustellen, daß die volle Reizwirkung ebensowohl durch einen plötzlichen, als auch durch einen allmählichen, auf 2 Stunden ausgedehnten Lichtwechsel erzielt wird, und nicht ermittelt, wie sich die Pflanzen bei sehr weitgehender Verlangsamung des Lichtwechsels verhalten (S. 323, 350, 407). Auch war es für meine Zwecke nicht nötig, die photonastische Wirkung der verschieden brechbaren Strahlen näher zu studieren.[2]) Endlich sind in unseren Versuchen normale und günstige Außenbedingungen vorausgesetzt und somit nicht diejenigen Reaktionen berücksichtigt, welche durch supraoptimale, überhaupt durch extreme Licht- und Temperaturwirkungen[3]) hervorgerufen werden.

Bei den bisherigen Betrachtungen haben wir eine hohe photonastische Reaktionsfähigkeit vorausgesetzt, die aber nur vorhanden ist, wenn die Pflanze vor dem Beleuchtungswechsel eine genügende Zeit im Hellen oder im Dunkeln verweilt hatte.[4]) Denn wenn auch sogleich nach der Übertragung in eine andere Beleuchtung (z. B. aus dem Dunkeln in das Licht), die auf die Herstellung des reaktionsfähigen Zustandes hinzielende Tätigkeit beginnen dürfte, so dauert es doch stets eine gewisse, und bei manchen Objekten sogar eine lange Zeit, bis der umgekehrte Beleuchtungs-

1) Vgl. diese Arbeit S. 323, sowie Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 504 und 627. — Im Einklang mit dieser Annahme steht es, daß bei den S. 325, 350, 398 mitgeteilten Versuchen die Herabsetzung des Tantallichts auf $^1/_5$—$^1/_6$ der bisherigen Helligkeit eine wesentlich schwächere photonastische Reizwirkung hervorbrachte als die volle Verdunklung. Übrigens ist es selbstverständlich, daß der Reizerfolg nicht nur von der Größe der Lichtänderung abhängt, sondern insbesondere auch von der Zeitdauer des Aufenthalts in den neu hergestellten Beleuchtungsverhältnissen, bzw. im Dunkeln.

2) Siehe Pfeffer, l. c., S. 532, 121. Vgl. auch diese Arbeit, S. 299, 385.

3) Vgl. Pfeffer, l. c. S. 488, 497, sowie Kosanin, Über d. Einfluß von Temperatur u. Ätherdampf auf die Lage der Laubblätter 1905.

4) Analoges gilt bei einem Temperaturwechsel.

wechsel (also die Wiederverdunklung) eine merkliche Krümmungsreaktion auslöst, und erst nach viel längerer Zeit ist die volle Reaktionsfähigkeit gewonnen.

Bei Versuchen mit den Blättchen von Albizzia lophantha genügte eine Beleuchtungszeit von 10 Minuten, um beim Wiederverdunkeln eine geringe Krümmungsreaktion zu erhalten (S. 324), die bei dem Blatte von Impatiens (für die akzessorische Verdunklungsreaktion) sogar schon nach 5 Minuten Beleuchtung bemerklich wurde (S. 392). Dagegen verläuft die Herstellung des reaktionsfähigen Zustandes viel langsamer bei den Blättern von Phaseolus. Denn bei einer Pflanze, die bis zum Ausklingen der Nachschwingungen in künstlicher Beleuchtung gehalten worden war, hatte die Wiedererhellung nach einer zweistündigen Verdunklung nur eine sehr schwache Reaktion zur Folge und selbst nach einer 6stündigen Verdunklung wurde durch die Wiedererhellung zwar eine sehr ansehnliche, doch noch nicht die maximale photonastische Bewegung ausgelöst (S. 355). Bei dem Blatte von Impatiens scheint die akzessorische Verdunklungsreaktion aber den Maximalwert erreicht zu haben, nachdem die Pflanze 2—5 Stunden am Tageslicht verweilt hat.

Die Blätter von Phaseolus bieten für die Feststellung dieser Verhältnisse den Vorteil, daß sie wesentlich nur auf Erhellung reagieren, daß also durch Verdunklung nicht eine entgegengesetzt gerichtete Bewegung veranlaßt wird, wie es z. B. bei den Blättchen von Albizzia und Mimosa der Fall ist. Da aber bei diesen Blättchen schon ein 1 : 1stündiger Beleuchtungswechsel einen entsprechenden Bewegungsrhythmus, freilich von geringer Amplitude, hervorruft, so ist auch hieraus zu ersehen, daß die Herstellung der photonastischen Reaktionsfähigkeit sowohl nach dem Erhellen als auch nach dem Verdunkeln sehr bald beginnt (S. 320). Jedoch dürfte zur Herstellung der vollen Reaktionsfähigkeit ein 5—7stündiges Verweilen im Tageslicht notwendig sein. Es ergibt sich dieses aus den S. 324 mitgeteilten Erfahrungen, daß eine Verdunklung in den frühen Morgenstunden eine geringere photonastische Bewegung auslöst als in den späteren Morgenstunden, daß aber das volle Zusammenschlagen der Blättchen erst bei Verdunklung am Nachmittag eintritt. Denn wenn auch bei diesen Versuchen mit schlaftätigen Pflanzen von Albizzia die Nachschwingungen eine gewisse Rolle spielen, so geht doch aus den-

selben die allmähliche Herstellung der vollen Reaktionsfähigkeit deshalb mit Sicherheit hervor, weil die Verdunklung das volle Zusammenschlagen der Blättchen bei denjenigen Pflanzen hervorruft, deren Blätter in kontinuierlicher Beleuchtung die Nachschwingungen eingestellt haben.

Diese und ähnliche Erfahrungen reichen, was für uns genügt, natürlich nur zur allgemeinen Charakterisierung der Verhältnisse aus. Nähere Studien über diese Fragen, die vermutlich die verschiedensten Abstufungen und möglicherweise, besonders bei den schlaftätigen Blüten, mancherlei Besonderheiten aufdecken werden, liegen nicht vor. Ob gerade bei den Blüten von Bellis perennis usw., wie es Oltmanns[1]) annimmt, die Herstellung der Reaktionsfähigkeit lange Zeit in Anspruch nimmt, läßt sich nach den vorliegenden Tatsachen weder bejahen noch verneinen. Jedenfalls sind bei Oltmanns u. a. schon die Nachschwingungen nicht berücksichtigt und ferner wäre es z. B. möglich, daß die Nachtstellung (analog wie bei dem Blatte von Impatiens S. 387) durch die Erhellung am Morgen, vielleicht in Verbindung mit einer akzessorischen Verdunklungsreaktion herbeigeführt wird. Wenn nun auch eine lange Restaurationszeit, oder die Auslösung der Abendbewegung durch die Erhellung am Morgen, zu einer sicheren Regulierung der Schlafbewegungen vorteilhaft erscheinen, so ist doch nicht zu vergessen, daß eine solche Regulierung auch dann in schöner Weise erreicht wird, wenn, wie es bei den Blättchen von Albizzia, Mimosa usw. der Fall ist, die Verdunklung auch am Tage eine ansehnliche photonastische Reaktion hervorzurufen vermag.

Darin, daß Oltmanns (l. c. S. 44) eine gewisse Dauer der Beleuchtung als Bedingung für die photonastische Reizwirkung der Verdunklung ansieht (und umgekehrt) schließt sich dieser Forscher dem von mir in den „Periodischen Bewegungen 1875“ vertretenen Standpunkt an, doch scheint er nicht genügend zu beachten, daß

1) Oltmanns, Botan. Zeitung 1895, S. 46. Diese Fragen gelten natürlich ebenso für Pflanzen, die nur nach dem Verweilen in guter Beleuchtung und bei einem starken Lichtabfall eine ansehnliche Schlafbewegung ausführen, gleichviel wie im näheren ihr Reaktionsvermögen ist. Naturgemäß kann man aber auch nicht, wie es Oltmanns tut, zu Schlüssen über die Restaurationszeit die Erfahrung verwenden, daß Pflanzen unter ungünstigen Verhältnissen, trotz des Beleuchtungswechsels, keine oder nur geringfügige Schlafbewegungen zeigen.

bei den transitorischen Reaktionen die Rückkehr in die Tagstellung auch im Dunkeln, also ohne eine neue Reizwirkung durch Erhellung, stattfindet. Sollte aber, wie es nach der Darstellung scheinen muß, Oltmanns der Ansicht sein, daß zur Herstellung des reaktionsfähigen Zustandes die volle Verdunklung notwendig ist, so befindet er sich in einem Irrtum, da die Fähigkeit, auf Erhellung zu reagieren, sich auch dann einstellt, wenn die Pflanze nur in eine abgeschwächte Beleuchtung gebracht wird.

Alle diese Erörterungen gelten im Prinzip auch für die thermonastischen Reaktionen, bei denen es vermutlich ähnliche Verschiedenheiten und Abstufungen gibt, wie bei den photonastischen Bewegungen. So sind die Blüten von Crocus, Tulipa usw. Objekte, die sich analog verhalten wie die Blättchen von Albizzia bei Beleuchtungswechsel, die also schnell, und zwar sowohl bei Steigerung als auch bei Erniedrigung der Temperatur, mit einer Bewegung antworten. Andererseits sind aber Blüten bekannt, die nur dann durch Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur zu einer ansehnlichen Öffnungs- oder Schließungsbewegung angeregt werden, wenn sie zuvor längere Zeit bei einem anderen Temperaturgrade verweilt haben.[1]) Zur weiteren Aufklärung dieser Verhältnisse sind indes nähere Untersuchungen notwendig, durch die auch festzustellen sein wird, ob und wie weit bei den Blättern von Phaseolus die thermonastischen und photonastischen Bewegungen auf einem analogen Reaktionsvermögen beruhen (vgl. S. 370). Denn daß in Bezug auf dieses Übereinstimmung bestehen muß, kann man nicht fordern und behaupten.

Schon auf Grund der Erwägung, daß der Verlauf der Schlafbewegungen in erster Linie durch die sensorischen Prozesse dirigiert wird (S. 417), muß man schließen, daß auch das Zurückgehen und der Wiedergewinn der Reaktionsbefähigung hauptsächlich durch den Wechsel der sensorischen Befähigungen bedingt sind. Tatsächlich wird ja durch die autonomen Bewegungen angezeigt, daß in den Variationsgelenken die zureichende Aktionsfähigkeit während der Herabsetzung der aitionastischen Reaktionsfähigkeit vorhanden ist, und die Erfahrung, daß in diesem Zustand die wachsenden Organe mit der üblichen Schnelligkeit geotropisch reagieren, zeigt, daß auch diesen eine genügende Aktionsfähigkeit

1) Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873 S. 164, 194.

zukommt.[1]) Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß namentlich bei den wachsenden Organen, infolge der höheren Inanspruchnahme, bei schneller Aufeinanderfolge der Reizbewegungen eine gewisse Abschwächung der Aktionsfähigkeit eintritt. Ob freilich der bei solcher Wiederholung beobachtete Rückgang der Bewegungsamplitude[2]) auf der Herabsetzung der motorischen oder der sensorischen Befähigungen oder auf beiden Vorgängen beruht, muß erst entschieden werden.

Der Erfolg und der Verlauf einer aitionastischen Reaktion ist aber (analog wie bei allen Reizreaktionen) von der Befähigung und dem jeweiligen Zustand des Organismus abhängig, der in gewissen Grenzen veränderlich ist. Demgemäß wird sowohl durch die Herabsetzung der Sensibilität als auch der Aktionsfähigkeit bewirkt werden können, daß die durch denselben Licht- oder Temperaturwechsel veranlaßte Reaktion geringer ausfällt. Andererseits wird, bei Gleichheit der übrigen Außenbedingungen, die ausgelöste Bewegungsamplitude mit der Steigerung des Reizanstoßes bis zu dem möglichen Maximalwert zunehmen.

Auch die Zeitdauer einer Bewegungsreaktion wird durch die Eigenschaften des Organismus und zwar, wie schon (S. 417) hervorgehoben wurde, in erster Linie durch die sensorischen Prozesse reguliert. Diese Regulation bewirkt also, daß sich die photo- und und thermonastischen Reaktionen in einem ziemlich langsamen Tempo abspielen, das aber ebenfalls, je nach den obwaltenden Verhältnissen und Bedingungen, in gewissen Grenzen veränderlich ist. So wurde bei der Verdunklung der in günstigen Außenbedingungen befindlichen Pflanzen von Albizzia die Zeit für den Hin- und Hergang eines Blättchens zwischen 9 bis etwas über 24 Stunden gefunden. Dabei schien im allgemeinen, bei demselben Objekt und bei konstanten Außenbedingungen, die Zeitdauer der Oszillation mit der Größe der Amplitude, also auch mit der Steigerung des Reizanstoßes, zuzunehmen, so daß gewöhn-

1) Oltmanns, l. c. S. 51 ist geneigt die Ursache für die Veränderung der Reaktionsfähigkeit in der Abnahme und Wiederherstellung der motorischen Befähigung zu suchen.

2) Pfeffer, l. c. 1873, S. 194.

lich erst bei einem starken Verdunklungsreiz das Zeitmaß von 24 Stunden erreicht oder etwas überschritten wurde.[1])

Dagegen bedingen die reaktionellen Eigenschaften der Blätter von Phaseolus, daß sich bei einer photonastischen Reaktion die Zeitdauer des Hin- und Hergangs gewöhnlich nicht allzuweit von 24 Stunden entfernt, eine Eigenschaft, die auch bei den Nachschwingungen zum Ausdruck kommt (S. 357 u. § 18). Da aber dieses Tempo schon bei günstigen Außenbedingungen nicht genau eingehalten wird, so ist nicht zu bezweifeln, daß sich sogar erhebliche Abweichungen ergeben werden, wenn der Verlauf der Reaktion bei verschiedenen Außenbedingungen näher verfolgt wird. Obgleich in dieser Hinsicht weder die beiden genannten, noch andere Objekte näher studiert wurden, so darf man doch nach beiläufigen Beobachtungen vermuten, daß es in bezug auf die photonastischen und die thermonastischen Reaktionen die verschiedensten Abstufungen und Bindeglieder zwischen den Extremen gibt. Daß unter Umständen auch die Schnelligkeit des Licht- oder Temperaturwechsels einen gewissen Einfluß auf die Gestaltung der Kurve, insbesondere auch auf die Beschleunigung des Hingangs haben kann, sei hier nur beiläufig in Erinnerung gebracht.[2])

Die ungestörte Entwicklung des durch eine Verdunklung oder durch eine Erhellung veranlaßten Hin- und Hergangs ist natürlich nur möglich, wenn das Organ konstant in dem durch den Wechsel hergestellten Verdunklungs- oder Beleuchtungsgrad verbleibt, wenn also keine neue photonastische Reizwirkung ausgeübt wird. Werden aber z. B. die Blättchen von Albizzia oder Mimosa einige Zeit nach der Verdunklung wieder erhellt, so tritt schon nach 10—30 Minuten die Umkehrung der induzierten Bewegung ein, und deshalb ist es bei periodischer Wiederholung des Beleuchtungsrhythmus ebensogut möglich z. B. einen 1 : 1 stündigen oder 6 : 6 stündigen, als auch einen 12 : 12 stündigen Bewegungsrhythmus zu unterhalten (S. 318. 338). Doch kommt z. B. auch bei einem 24 : 24 stündigen Beleuchtungswechsel ein entsprechender Bewegungsrhythmus der Blättchen von Albizzia zu-

1) Vgl. S. 322 und Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 43. Ähnlich liegen z. B. die Verhältnisse bei den thermonastischen Reaktionen der Blüten von Tulipa und Crocus.

2) Vgl. S. 311 sowie in bezug auf die Blüte von Tulipa Fig. 36 S. 435.

stande, in dem freilich aus den S. 329 angegebenen Gründen sekundäre Hebungen und Senkungen auftreten (vgl. Fig. 18).

Bei den Blättern von Phaseolus bringt es aber die langsame Entwickung der photonastischen Reizung mit sich, daß bei einer Pflanze, die in kontinuierlicher Beleuchtung die tagesperiodische Bewegungstätigkeit einstellte, ein 2 : 2stündiger sowie ein 3 : 3stündiger Beleuchtungswechsel wohl eine gewisse Störung der autonomen Bewegungen, aber nicht eine dem Beleuchtungswechsel entsprechende Bewegungsperiodizität hervorruft (S. 357). Dagegen läßt sich bei diesen Blättern nicht nur eine 12 : 12stündige, sondern auch (durch einen 18 : 18 stündigen Beleuchtungswechsel) eine 18 : 18stündige Bewegungsrhythmik erzielen und unterhalten (S. 357). Das Reaktionsvermögen der Blätter von Phaseolus ist also durchaus nicht so beschaffen, daß nur eine tagesperiodische Bewegungsrhythmik möglich ist, obgleich tatsächlich, wie besonders die Nachschwingungen zeigen (S. 357), das regulatorische Walten auf die Herstellung eines 12 : 12stündigen Bewegungsrhythmus hinarbeitet. Demgemäß wird also bei einem 18 : 18stündigen Beleuchtungswechsel dieses interne Streben durch die photonastischen Reizwirkungen derart überwunden, daß ungetrübt der 18 : 18stündige Bewegungsrhythmus zustande kommt.

Während wir mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, daß u. a. auch ein 15 : 15stündiger Bewegungsrhythmus des Blattes von Phaseolus erzielbar ist, können wir nicht behaupten, daß z. B. auch durch einen 10 : 10stündigen Beleuchtungswechsel eine isochrone Bewegungsperiodizität hervorrufbar ist (S. 361).[1]) Jedenfalls haben Versuche gezeigt, daß dieses bei einem 6 : 6stündigen Beleuchtungswechsel nicht möglich ist. Denn unter diesen Umständen macht sich gewöhnlich in etwas eine 12 : 12stündige Bewegungsrhythmik bemerklich, was offenbar durch das innere Streben nach dieser Rhythmik, in Verbindung mit verwickelten Verhältnissen, bedingt ist, auf die S. 360 hingewiesen wurde.

Vermutlich werden die anderen Pflanzen, bei denen durch die Erhellung am Morgen die abendliche Senkung induziert wird, ein analoges Verhalten zeigen. Jedenfalls konnte ich bei dem Blattstiel von Lourea (S. 376) und dem Blatte von Impatiens (S. 389) durch einen 18 : 18stündigen Beleuchtungswechsel einen isochronen Be-

1) Über den Erfolg eines 24 : 24stündigen Beleuchtungsrhythmus vgl. S. 361.

wegungsrhythmus hervorrufen. Es ist aber wohl anzunehmen, daß bei weiteren Versuchen mit diesen und anderen Pflanzen alle Abstufungen zwischen dem Verhalten von Phaseolus und Albizzia gefunden werden. Da aber das Zeitmaß der photonastischen Reaktionen durch die erblich überkommenen Eigenschaften in gewisse Grenzen gewiesen ist, so ist es wohl möglich, daß es auch Pflanzen gibt, die eine viel geringere Abweichung von dem tagesrhythmischen Tempo zulassen als Phaseolus. Daß aber auch ein solches Verhalten in keiner Weise gegen die aitiogene Entstehung der Schlafbewegungen sprechen kann, ist früher gezeigt worden, und bei dieser Gelegenheit sind bereits die irrigen Interpretationen Semons besprochen worden (S. 335).

Für die Erzielung der Schlafbewegungen ist indes eine enge Begrenzung des Zeitmaßes der aitionastischen Reaktion nicht notwendig, wie schon die in ausgezeichneter Weise schlafenden Blättchen von Albizzia und Mimosa zeigen. Tatsächlich würde ja auch dann eine Tagesperiodizität zustande kommen, wenn z. B. an jedem Tage durch die abendliche Verdunklung eine Bewegungsreaktion ausgelöst würde, die so schnell verläuft wie die durch einen Stoßreiz ausgelöste Reaktion bei Mimosa pudica. Der Umstand, daß dann die Bewegungstätigkeit auf eine kurze Zeit beschränkt wäre, könnte keinen zureichenden Grund für eine prinzipielle Abtrennung von den übrigen Schlafbewegungen abgeben, unter denen es ja auch solche gibt, bei denen die Blätter am Tage längere Zeit in einer Gleichgewichtslage verharren. Da aber ein jeder Beleuchtungs- oder Temperaturwechsel eine Bewegungsreaktion auslöst, so läßt sich natürlich auch (insofern die verlängerte Verdunklung ertragen wird) z. B. bei Albizzia, Phaseolus usw. ein 2 oder 4tägiger Bewegungsrhythmus erzielen, der dann eine Kurve liefern wird, in der die Nachschwingungen usw. als sekundäre Maxima und Minima erscheinen (vgl. S. 329. 363).

§ 17. Ausblick auf andere Pflanzen.

Der Nachweis, daß die Schlafbewegungen aitigonen Ursprungs sind, konnte, wie schon früher hervorgehoben wurde, ohne nähere Berücksichtigung des Reaktionsvermögens geführt werden, welches derartig ist, daß gewisse Objekte vorwiegend auf Beleuchtungswechsel, andere vorwiegend auf Temperaturwechsel reagieren

(S. 403). Bei unseren Untersuchungen, die speziell auf die photonastischen Bewegungen der Laubblätter gerichtet waren, hat sich dann herausgestellt, daß das den Schlafbewegungen zu Grunde liegende Reaktionsvermögen spezifische Eigentümlichkeiten bietet[1]). Da sich aber unsere Erfahrungen nur auf einige Objekte beziehen, so ist mit Sicherheit zu erwarten, daß noch weitere Besonderheiten und Kombinationen vorkommen. Unsere Studien haben aber zugleich gezeigt, daß die Aufklärung des speziellen Reaktionsvermögens nicht immer leicht und öfters ohne Zuhilfenahme künstlicher Beleuchtung kaum möglich ist[2]). Insbesondere läßt sich aus dem Verhalten der dem täglichen Beleuchtungswechsel unterworfenen Pflanzen beim Verdunkeln und Erhellen wohl eine gewisse Einengung der Möglichkeiten, aber öfters keine Präzision des Reaktionsvermögens gewinnen.

So wird das Ausbleiben einer erheblichen Bewegungsreaktion bei Verdunklung in den Morgenstunden zwar anzeigen, daß das Reaktionsvermögen nicht mit dem der Blättchen von Albizzia übereinstimmt, aber nicht ohne weiteres beweisen, daß es dem Typus Phaseolus entspricht (S. 411). Denn die am Abend eintretende Bewegung kann, wie bei Phaseolus, durch die Erhellung am Morgen induziert oder dadurch bedingt sein, daß erst gegen Abend die Reaktionsfähigkeit auf Verdunklung hergestellt ist, oder daß gegen Abend die Nachwirkungen einsetzen, oder daß andersartige Verhältnisse und Kombinationen im Spiele sind. Zudem wird in jedem Falle, neben anderen Fragen, zu entscheiden sein, ob das Objekt sowohl auf Erhellung als auf Verdunklung, oder wesentlich nur auf eine dieser Veränderungen reagiert.

Andererseits ist mit dem Eintreten einer ansehnlichen Bewegungsreaktion bei Verdunklung am Morgen noch nicht sichergestellt, daß ein den Blättchen von Albizzia entsprechendes Reaktionsvermögen vorliegt. Denn ein solches Verhalten kann, wie es bei dem Blatte von Impatiens der Fall ist, durch eine

---

1) Wir lassen hier gänzlich die habituellen Eigentümlichkeiten außer acht, über welche Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, sowie die in meiner Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Bd. 2, S. 483 zitierten Schriften Aufschluß geben.

2) Um gleichzeitig eine große Anzahl von Versuchen anstellen zu können würde ein konstant beleuchtetes Zimmer, auf das S. 300 hingewiesen wurde, sehr wertvoll sein.

akzessorische Reaktion bedingt sein (S. 392, 413). Aber auch die Ausgleichung der heliotropischen Orientierung kann zu Irrtümern Veranlassung geben (S. 364). Ferner ist zu beachten, daß eine nur geringe paratonische Reaktion zu einer ansehnlichen Schlafbewegung dann führen kann, wenn durch Akkumulation allmählich die Bewegungsamplitude gesteigert wird. Auch ist zu bedenken, daß es möglicherweise Objekte gibt, bei denen die photonastische Reaktion nur bei gleichzeitiger Realisierung anderer Bedingungen ausgelöst wird, und daß vielleicht in bestimmten Fällen speziell das Erhellen eine akzessorische Reaktion bewirkt, die, sowie die sich anschließende Ausgleichungsbewegung, eine Rolle spielen.

Da nun sogar die Teile eines Blattes ein verschiedenartiges Reaktionsvermögen besitzen können, so läßt sich nicht behaupten, daß dieses für die gleichwertigen Organe verwandter Pflanzen identisch sein muß. Ist somit eigentlich für jeden Einzelfall eine spezielle Untersuchung nötig, so wird doch das Verhalten beim Verdunkeln und Erhellen, bei Beachtung aller anderen Verhältnisse, bis zu einem gewissen Grad Aufschluß über das Reaktionsvermögen geben können. Unter diesem Gesichtspunkt sind die nachfolgenden Beobachtungen zu beurteilen, bei welchen übrigens nur verfolgt wurde, ob bei solchen Laubblättern, die schöne Schlafbewegungen ausführen, durch Verdunklung zwischen 9 und 12 Vormittags, innerhalb 1—3 Stunden, eine ansehnliche Krümmungsbewegung ausgelöst wird. Diese Versuche wurden teilweise in dem Nordhäuschen des Botanischen Instituts mit Topfpflanzen, teilweise an Freilandpflanzen ausgeführt. War nun auch die Temperatur unter den zuerst genannten Versuchsbedingungen nicht ganz konstant und bei den Versuchen im Freien zum Teil sogar recht veränderlich, so fallen doch die ansehnlichen Bewegungserfolge in der Hauptsache auf die Lichtentziehung, da die Laubblätter sogar auf erhebliche Temperaturschwankungen nicht so auffällig und schnell reagieren. Ein Eingehen auf die in der Literatur vorliegenden Mitteilungen unterlasse ich, da in denselben in der Regel die nötigen Angaben über Zeit und Zeitdauer der Verdunklung usw. fehlen.

Allgemein scheinen auf Verdunklung in den Morgenstunden schnell und ansehnlich zu reagieren die Fiederblättchen von Mimosa und Acacia (einschließlich Albizzia) und es ist wohl anzunehmen, daß sich die ähnlich gestalteten Blättchen von ver-

wandten Pflanzen analog verhalten. Ausser bei den schon genannten Arten von Albizzia und Mimosa wurde der besagte Erfolg erhalten bei den Blättchen von: Acacia Farnesiana Willd., notabilis F. Müll., cornigera Willd., trinervata Sieber, horrida Willd., Meissneri Lehm.; Mimosa glomerata Forsk., acanthocarpa Poir., Bernhardi ?; Neptunia plena Benth.; Desmanthus brachylobus Benth., virgatus Willd. Ferner wurden mehr oder minder ansehnliche und schnelle Krümmungsbewegungen erhalten bei den Blättchen folgender Topfpflanzen: Cassia arborescens Mill., polyantha Moc., Sophera L.; Caesalpinia pulcherrima Sw.; Robinia pseudacacia L.; Trifolium pratense L.; Oxalis acetosella L., Deppei Lodd.; Biophytum sensitivum DC.; Amicia Zygomeris DC.; Phyllanthus Niruri L.; Marsilia quadrifoliata L.; Flemingia congesta Roxb.; Abrus precatorius L.; Porliera hygrometrica Ruiz et Pavon. Ähnliche Resultate ergab die Verdunklung der folgenden Freilandpflanzen: Melilotus parviflorus L.; Galega orientalis L.; Coronilla varia L.; Desmodium latifolium DC.; Amorpha fruticosa L.; Medicago scutellata Mill.; Lotus peregrinus L.

Keine oder doch nur eine geringe Reaktion bei Verdunklung am Morgen ergaben die früher (S. 373) erwähnten Phaseoleen. Jedoch ist es möglich, daß bei den ziemlich stark reagierenden Blättern von Soja hispida ein abweichendes Reaktionsvermögen vorliegt (S. 307). Ferner dürfte sich der primäre Blattstiel von anderen Mimosa-Arten ähnlich verhalten wie der von Mimosa Speggazzinii und pudica. Weiter ruft Verdunklung nur eine sehr geringe Bewegung des Blattstiels von Biophytum sensitivum[1]) hervor, während die Blättchen dieser Pflanze ebenso wie die von Mimosa, auf Verdunklung sehr stark reagieren. Daß sich der Blattstiel von Lourea in bezug auf sein Verhalten an Phaseolus anschließt, aber etwas nach dem Typus Albizzia hinneigt, wurde schon besprochen (S. 375). Ferner bewirkt Verdunklung nur eine geringe Bewegung des Blattes von Portulaca sativa Haw.

Beiläufig sei noch erwähnt, daß bei den Blättchen von Glycyrrhiza echinata L. nur eine geringe, bei denen von Glycyrrhiza glabra L. aber eine ansehnliche Bewegungsreaktion durch Verdunklung ausgelöst wurde. Letzteres wurde auch bei den Blätt-

1) Für ein dem Blattstiel von Mimosa entsprechendes Reaktionsvermögen spricht auch die bei Bose (Plant response 1906, S. 680) aufgezeichnete Bewegungskurve des Hauptblattstiels von Biophytum, in dessen Gelenke Stöße nur eine geringe Beweguug auslösen.

chen von Lupinus beobachtet, die möglicherweise Besonderheiten im Reaktionsvermögen bieten.

Unter den Blättern, deren Bewegungen durch Wachstumstätigkeit ausgeführt werden, schließen sich die von Siegesbeckia (S. 398) und Impatiens an Phaseolus an, doch ist speziell bei Impatiens eine akzessorische Reaktion auf Verdunklung ausgebildet (S. 387). Diese wurde bisher nur bei Impatiens beobachtet, während die wachstumstätigen Blätter von Atriplex hortense L.; Chenopodium album L.; Nicotiana rustica L.; Ipomoea purpurea Roth.; Tropaeolum majus L. auf Verdunklung im Laufe von 1—3 Stunden kaum, oder, wie die von Passiflora gracilis, nur wenig reagierten. Darauf, daß schnell verlaufende Bewegungsreaktionen auch mit Hilfe von Wachstumstätigkeit möglich sind, ist schon S. 417 hingewiesen worden.

Daß analoge Verhältnisse und Besonderheiten wie für die photonastischen, auch für die thermonastischen Reaktionen des Blattes zu erwarten sind, ist bereits S. 403 erwähnt worden.

Aus den bereits vorliegenden Untersuchungen geht auch hervor, daß die Schlafbewegungen der Blüten, über die ich neuerdings keine Untersuchungen anstellte, in analoger Weise zustande kommen, wie die der Laubblätter[1]). Es entspricht ja auch nur einer relativ ungleichen Ausbildung der Sensibilitäten, daß gewisse Blüten, wie die von Crocus, Tulipa usw. hauptsächlich auf Temperaturschwankungen reagieren, während bei anderen wie bei denen von Bellis, Nymphaea usw. die normalen Schlafbewegungen vorwiegend durch den Beleuchtungswechsel dirigiert werden. Jedoch scheint bei vielen dieser letzteren die thermonastische Reaktionsfähigkeit, die übrigens auch bei keinem Laubblatt gänzlich fehlen dürfte, ansehnlich und zum Teil im hohen Grade ausgebildet zu sein. Deshalb ist es möglich z. B. die Schlafbewegungen der Blüten von Leontodon hastilis, Taraxacum officinale usw. sowohl bei konstanter Temperatur durch den täglichen Beleuchtungswechsel, als auch im Dunkeln durch einen tagesrhythmischen Temperaturwechsel herbeizuführen.[2])

Mit dem Nachweis, daß bei Blüten Bewegungen durch den

1) Vgl. S. 403 und Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Aufl. Bd. 2. S. 484 u. 494, sowie die an diesen Stellen zitierte Literatur.

2) Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873, S. 195, 199. Vgl. übrigens in bezug auf das Laubblatt von Phaseolus diese Arbeit S. 368.

Temperaturwechsel hervorgerufen werden, sagt also Hensel[1]) nichts Neues. Jedoch läßt dieser Autor, der den Einfluß des Beleuchtungswechsels bei Konstanz der Temperatur gar nicht prüfte und beachtete, irrigerweise alle Schlafbewegungen der Blüten durch Temperaturveränderungen zustande kommen. Mit gleichem Recht würde man aber auch behaupten können, daß die Schlafbewegungen der Laubblätter von Phaseolus nur vom Temperaturwechsel abhängen, durch den faktisch eine tagesrhythmische Bewegung erzielbar ist, während nachweislich die normalen Schlafbewegungen in der Hauptsache durch die dominierende Reizwirkung des Beleuchtungswechsels dirigiert werden (S. 370).

Bei den Blüten wird die stationäre Gleichgewichtslage, nach der Übertragung in einen anderen konstanten Beleuchtungs- oder Temperaturgrad, oft ansehnlicher verschoben, als es bei den meisten Laubblättern der Fall zu sein pflegt (vgl. S. 406). Infolgedessen bleiben z. B. bei niedriger Temperatur die Blüten von Crocus und Tulipa dauernd geschlossen, und wenn alle Perigonzipfel entfernt sind bis auf einen, zeigt die nun fortschreitende Bewegung dieses an, daß die Perigonzipfel eine viel weitergehende Einkrümmung anstreben[2]). Wird dann durch eine entsprechende Erhöhung der Temperatur der Übergang in eine andere stationäre Gleichgewichtslage eingeleitet, in der die Blüte aber noch geschlossen bleibt, so kann bei diesem Übergang, infolge der damit verknüpften transitorischen Oszillation, ein vorübergehendes Öffnen der Blüte

1) E. P. Hensel, On the movements of petals 1905. Nebraskaer Dissertation. — Übrigens wurde schon früher, so von Royer (Annal. d. scienc. naturell. 1868 V sér., Bd. 9, S. 367, 377) die Behauptung aufgestellt, die Bewegungen der Blumenblätter würden durch Temperatur, die der Laubblätter aber durch Licht dirigiert. Daß faktisch sogar die für Temperaturwechsel besonders empfindlichen Perigonblätter von Crocus und Tulipa auf Licht, wenn auch in geringem Grade reagieren, wurde von mir (l. c. 1873, S. 200) dargetan. Der Nachweis, daß es Blüten gibt, die ansehnlich auf Beleuchtungswechsel reagieren, ist nicht nur von mir, sondern auch von verschiedenen anderen Forschern geführt worden (Vgl. die in meiner Pflanzenphysiologie, Bd. II. S. 484 zitierte Literatur). Zu den schlafenden Blüten, die anscheinend nur wenig auf Temperaturwechsel reagieren, gehört die auch von Oltmanns untersuchte Blüte von Bellis perennis. — Bei Hensel ist übrigens die Literatur mangelhaft berücksichtigt. So sind z. B. meine Physiologischen Untersuchungen 1873, sowie meine Periodischen Bewegungen 1875 nicht unter der benutzten Literatur erwähnt.

2) Ein ähnliches Verhalten kann übrigens durch niedrige Temperatur auch bei den Blüten von Taraxacum usw. erzielt werden. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873, S. 189.

eintreten[1]). Es besteht eben dann ein analoges Verhältnis, wie man es auch herstellen kann, wenn man durch eine unverrückbare Widerlage dafür sorgt, daß das Blatt einer Bohne, das in der stationären Gleichgewichtslage abwärts geneigt ist, sich nur bis zur Horizontallage senken kann[2]). Denn dann wird das Blatt sich nur insofern und so lange von der Widerlage abheben, und nur in so weit eine direkt wahrnehmbare Bewegung ausführen, als es infolge einer photonastischen Reizung (infolge der Schlafbewegungen) sich über die Horizontallage erhebt.

Ich mache auf diese Verhältnisse deshalb nochmals aufmerksam, weil sie von Oltmanns (l. c.) z. B. bei der Interpretation der frühschließenden Blüten nicht genügend berücksichtigt wurden. Denn es ist einleuchtend, daß ein vorübergehendes Öffnen und frühzeitiges Wiederschließen, analog wie bei dem oben erwähnten, einer Widerlage aufliegenden Bohnenblatt, also auch dann zustande kommen kann, wenn die Blumenblätter im Prinzip dieselbe reaktionelle Bewegung auszuführen streben, wie die anderer Blüten, bei denen wegen der verschiedenen Gleichgewichtslage das Aneinanderpressen der Blumenblätter erst gegen Abend eintritt. In der Tat kann man auch beobachten, daß sich z. B. die Blüten von Leontodon hastilis, die sich in niedriger (konstanter) Temperatur befinden, bei demselben Beleuchtungswechsel weniger öffnen und früher schließen, als Blüten derselben Art, die dauernd höher temperiert gehalten werden. Daß es übrigens bei der kausal physiologischen Betrachtung ohne Belang ist, ob ein Blatt sich Abends hebt oder senkt, daß also in bezug auf das Reaktionsvermögen kein Unterschied zwischen den am Tage und den in der Nacht sich öffnenden Blüten bestehen muß, ist selbstverständlich.

Voraussichtlich wird das noch nicht näher studierte Reaktionsvermögen der Blüten ähnliche Verhältnisse bieten wie das der Laubblätter, und vielleicht sind gerade bei den Blüten mancherlei Eigentümlichkeiten in bezug auf die Reizwirkung des Lichtes und der Temperatur ausgebildet.

---

1) Ich gehe auf diese und ähnliche Verhältnisse hier nicht näher ein, die in meiner Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Bd. 2, S. 480 im Prinzip erläutert sind. In meiner Physiologie ist auch dargetan, daß eine bestimmte Grenze zwischen den ephemeren und den sich periodisch bewegenden Blüten nicht besteht.

2) Über die Fortdauer der Bewegungsbestrebungen bei Verhinderung der Ausführung durch eine Widerlage vgl. diese Abhandlung S. 410, 418.

Daß die Blüten von Crocus, Tulipa usw. auf eine Temperaturveränderung schnell mit einer Bewegung antworten, also sich dem Typus Albizzia anschließen, wurde bereits (S. 414) erwähnt. Dagegen sind z. B. die Blüten von Bellis perennis, Taraxacum usw. solche, bei denen die Verdunklung am Morgen nur wenig wirkt, während durch dieselbe am Abend der Eintritt der Nachtstellung verfrüht und beschleunigt wird. In analoger Weise wird z. B. bei den Blüten von Taraxacum, Nymphaea, Mesembryanthemum durch eine Temperaturerniedrigung am Morgen nur eine geringe, gegen Abend aber eine ansehnliche Schließungsbewegung veranlaßt. Andererseits ruft eine Temperaturerhöhung am Morgen, aber nicht gegen Abend, eine ansehnliche Öffnungsbewegung hervor[1]).

Den Tatsachen entsprechend darf man hier, wie ich es auch seinerzeit (l. c. 1873) tat, von einer Ruhezeit reden, die zur Herstellung des reaktionsfähigen Zustandes notwendig ist. Doch ist damit offen gelassen, ob diesem Verhalten immer dieselben Ursachen zu grunde liegen und wie es zustande kommt. In diesem Sinne habe ich auch an anderer Stelle[2]) darauf hingewiesen, daß eine nähere Aufklärung erst durch eingehende Studien zu erwarten sei. Eine solche Aufklärung wird auch nicht durch die einzelnen interessanten Tatsachen gebracht, die Oltmanns[3]) in seinen Untersuchungen über die Bewegungen der Blüten feststellte. Ein Eingehen auf diese ist hier aber nicht geboten, da zur Erledigung der offenen Fragen erneute Untersuchungen notwendig sind.

§ 18. Die Nachschwingungen der Schlafbewegungen.

Die erneuten Untersuchungen über die Nachschwingungen der Schlafbewegungen haben in der Hauptsache eine Bestätigung der Tatsachen geliefert, die in meinen Periodischen Bewegungen 1875, S. 49 ff. mitgeteilt wurden.[4]) An dieser Stelle wurde bereits hervorgehoben, daß die tagesperiodischen Bewegungen, nach dem Aufhören des veranlassenden täglichen Beleuchtungswechsels, nicht

1) Pfeffer, Physiologische Untersuchungen 1873, S. 195, 199, 205.

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 133. Vgl. auch diese Arbeit S. 421.

3) Oltmanns, Botan. Zeitung 1895, p. 31. Vgl. auch diese Abhandlung S. 421.

4) An dieser Stelle ist auch die Literatur behandelt.

sogleich zum Stillstand kommen, sondern, bei voller Konstanz der Außenverhältnisse, in der Weise ausklingen, daß noch einige Rhythmen, mit allmählich nachlassender Amplitude, in einem ähnlichen Tempo ausgeführt werden (vgl. z. B. Fig. 13, 14, S. 313, 315; Fig. 22, S. 347; Fig. 31, S. 380). Das geschieht sowohl bei den in kontinuierlicher Beleuchtung, als auch bei den im Dunklen gehaltenen Objekten; doch ist im letzteren Falle eine Abkürzung der Nachschwingungszeit dann zu erwarten, wenn die Pflanze infolge der Lichtentziehung bald geschädigt wird. Eine solche Schädigung tritt bei den Blättern von Phaseolus (S. 345) und Impatiens (S. 388) häufig schon nach 2 Tagen ein, während z. B. die Blättchen von Albizzia (S. 313) und Mimosa (S. 339) länger aushalten und deshalb im Dunkeln ebenso lange oder gelegentlich etwas länger Nachschwingungen ausführen, als in kontinuierlicher Beleuchtung.[1])

Die Zeitdauer und die Amplitude der Nachschwingungen zeigen spezifische und individuelle Differenzen, nehmen aber bei demselben Objekte im allgemeinen ab, wenn die vorausgegangene tagesrhythmische Bewegungstätigkeit, infolge der geringeren Reizwirkung des angewandten Beleuchtungswechsels, schwächer war. Jedoch auch unter den günstigsten Bedingungen klingen die Nachschwingungen schon in mäßiger Zeit aus. Denn eine Nachschwingungszeit von 7 Tagen wurde unter den neuerdings untersuchten Objekten nur bei dem Blatte von Phaseolus gefunden, bei dem in den meisten Fällen die Nachschwingungen aber schon nach 3—5 Tagen ausgeklungen waren (S. 345). Eine solche oder auch eine etwas geringere Dauer der Nachschwingungen der Schlafbewegungen wurde auch bei den Blättern von Albizzia (S. 313), Impatiens (S. 388), Siegesbeckia (S. 398), sowie bei dem Blattstiel von Mimosa (S. 379) beobachtet, während bei dem Blattstiel von Lourea (S. 376) deutliche Nachschwingungen nur 1—2 Tage anhielten. Mit diesen neuen Resultaten stimmen in der Hauptsache die in den Periodischen Bewegungen (S. 51) mitgeteilten Erfahrungen überein, die sich auch auf die Laubblätter einiger anderer Pflanzen, sowie auf eine Anzahl von Blüten beziehen, unter denen sich die Blüten von Bellis perennis durch eine kurze Nachschwingungszeit auszeichnen. Noch geringer und

1) Vgl. hierüber diese Arbeit S. 315.

kürzer fallen die Nachschwingungen aus, die bei den Blüten von Crocus und Tulipa auf eine thermonastische Reizbewegung folgen. Denn, wie die auf die Blüte von Tulipa bezügliche Kurve in Fig. 36 zeigt, wurde nach dem Ablauf der direkten thermonastischen Oszillation (vgl. S. 318), also nach 6 Abends am 30. 1., als Nachschwingung eigentlich nur ein Hin- und Hergang von geringer Amplitude ausgeführt. Übrigens ist aus den oben zitierten Kurven zu ersehen, daß auch bei den ausgezeichnetsten Nachschwingungen die Amplitude schnell abnimmt und schon am ersten Tage hinter der Bewegungsgröße der vollen Schlafbewegungen zum Teil sehr erheblich zurückbleibt.

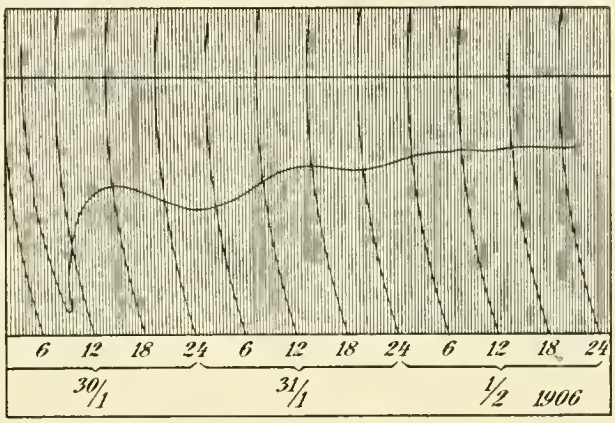


Fig. 36.

Tulipa Duc van Toll. An einer jüngeren Blüte wurden alle Perigonzipfel entfernt bis auf einen. An diesem wurde oberhalb der Bewegungszone ein Faden befestigt, der in der S. 287 angegebenen Weise über eine Rolle geführt und mit dem Schreibhebel verbunden wurde. Der Topf wurde auf den Fuß eines Stativs gestellt, an dem auch die Rolle und der Schreibzeiger befestigt waren, und am Morgen des 29. Januar 1906 in einen dunklen Raum gebracht, dessen Temperatur zwischen 5,6—6,0° C schwankte. Nachdem das Stativ nebst der Pflanze usw. am 30. 1. Morgens 8 Uhr in einen anderen Dunkelraum gebracht waren, dessen Temperatur sich während der Versuchszeit zwischen 18,0—18,2° C hielt, wurde sogleich der Schreibhebel an die Registriertrommel (Apparat 1) angelegt. Schreibhebel 65 : 174 mm, also ca. 2,7 fach vergrößernd. $^2/_3$ der natürl. Größe.

Ist es auch wohl möglich und sogar wahrscheinlich, daß die Schlafbewegungen bei gewissen Pflanzen langsamer ausklingen, so sind doch die älteren Angaben über die längere Dauer der Nachschwingungen[1]) offenbar darauf zurückzuführen, daß die Außenbedingungen nicht genügend konstant gehalten und daß, etwa durch den täglichen Wechsel der Temperatur usw., aitiogene Reaktionserfolge hervorgerufen wurden (S. 314, 402). Ferner wurden in früherer Zeit die autonomen Bewegungen nicht getrennt gehalten, die, sofern sie vorhanden sind,

1) Die Literatur ist angeführt bei Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 30, 47, 163.

auch im Dunkeln und bei kontinuierlicher Beleuchtung fortgesetzt werden (S. 401 und § 21), und die durch ihren kürzeren Rhythmus Veranlassung gaben, daß auf Grund des tatsächlich Beobachteten auf eine Beschleunigung der Tagesbewegungen im Dunkeln und bei Dauerbeleuchtung geschlossen wurde.[1]) Nach meinen früheren (l. c. 1875, S. 51) und meinen neueren Beobachtungen (vgl. die oben zitierten Kurven) pflegen aber die wirklichen Nachschwingungen, namentlich zunächst, annähernd die Tagesperiodizität einzuhalten, obgleich auch deutliche Abweichungen vorkommen, und obgleich vor dem Ausklingen öfters eine gewisse Verkürzung des Rhythmus bemerklich wird.

Ebenso wie die Schlafbewegungen, sind auch die Nachschwingungen dieser nicht an die Existenz von autonomen Bewegungen gekettet, die z. B. bei den Blättchen von Albizzia nur minimal ausfallen (vgl. S. 317). Sind aber autonome Bewegungen vorhanden, so läßt sich schon aus den registrierten Kurven ersehen, daß die autonomen und die Nachschwingungsbewegungen zwei verschiedenartigen Bestrebungen entspringen (vgl. z. B. Fig. 22, S. 346). Doch werden infolge der autonomen Bewegungen die allmählich abnehmenden Nachschwingungen etwas früher undeutlich, und das besonders dann, wenn das Aufhören der photonastischen Inanspruchnahme zugleich zur Folge hat, daß die Amplitude der autonomen Bewegungen erheblich zunimmt (S. 350, 379, § 21).

Daß aber die fraglichen Nachschwingungen mit den Schlafbewegungen genetisch verkettet sind, ergibt sich schon aus dem Einhalten desselben Rhythmus, sowie daraus, daß die Nachschwingungen wieder in derselben Weise auftreten, wenn, nach dem Aufhören der Schlafbewegungen im Dauerlicht, von neuem eine tagesperiodische Bewegungstätigkeit (durch natürlichen oder künstlichen Beleuchtungswechsel) induziert worden war. Wird bei dieser Induktion während der Tageszeit verdunkelt und während der Nacht beleuchtet, so sind auch die Phasen der Nachschwingungen um 12 Stunden verschoben. Da diese nunmehr gerade entgegengesetzt verlaufen wie die Nachschwingungen der normalen Schlafbewegungen, so wird damit noch im näheren erwiesen, daß die Nachschwingungen ganz allein durch die induzierte

1) Vgl. Pfeffer, l. c. S. 53.

Bewegungsperiodizität bedingt sind, daß also nicht etwa andersartige Außenverhältnisse eine Rolle spielen, die sich in unkontrollierbarer Weise mit dem Tageswechsel wiederholen.

Zu demselben Schluß führt auch die Abwicklung der Nachschwingungen bei einer zureichenden Konstanz der Außenbedingungen, wie sie bereits in meinen früheren Versuchen (1875) und in einem noch höheren Grade bei meinen neuen Versuchen erzielt war, bei denen insbesondere auch die Schwankungen der Temperatur usw. bei konstanter Beleuchtung auf ein Minimum reduziert waren. So lange aber nicht bei so konstanten Bedingungen gearbeitet wurde, lag es nahe anzunehmen, wie es auch mehrfach geschah[1]), daß die tagesrhythmischen Bewegungen im Dunkeln oder bei Dauerbeleuchtung Reaktionen seien, die durch die Veränderungen der Außenbedingungen (Wechsel der Temperatur, ungenügenden Lichtabschluß usw.) hervorgerufen werden.

Beachtet man, daß sich auch die physiologischen Nachschwingungen aus regulatorischen Tätigkeiten ergeben, die nach einer Störung und Ablenkung auf die Herstellung des den obwaltenden Verhältnissen entsprechenden Gleichgewichtszustandes hinarbeiten, so schließen sie sich in prinzipieller Hinsicht den Oszillationen an, die auch in Mechanismen durch eine Störung des Gleichgewichtszustandes hervorgerufen werden.

Mit dem Hinweis, daß hierher auch als einfacher Fall die allmählich ausklingenden Oszillationen gehören, die ein Pendel oder eine Stahlfeder nach dem Ausbiegen vollführen, wollen wir zur Erläuterung der Verhältnisse einen Thermostaten in das Auge fassen, dessen Luftraum durch einen (in dem Luftraume befindlichen) Quecksilberregulator auf konstanter Temperatur gehalten wird. Wenn dann, nach Erreichung dieses Gleichgewichtszustandes, der Gasdruck, und damit die Heizwirkung der Flamme, gesteigert werden, so eilt die Temperatur der Luft der Erwärmung des Quecksilbers voraus, das auf diese Weise schließlich eine etwas höhere Temperatur und Ausdehnung erreicht, als dem Gleichgewichtzustand entspricht. Da nun hierdurch die Gaszufuhr und damit die Heizwirkung der Flamme zu tief sinken, so wird weiterhin, weil jetzt die Abkühlung des Quecksilbers nachhinkt, eine Senkung

1) Pfeffer, l. c. S. 55.

der Lufttemperatur unter den Mittelwert eintreten. Auf diese Weise entstehen also, bei Konstanz des Gasdrucks und der übrigen Bedingungen, allmählich abnehmende Oszillationen, die man als auffallende Bewegungen sichtbar machen kann, wenn man z. B. in den Luftraum ein sich schnell einstellendes Metallthermometer bringt, welches so konstruiert ist, daß es für die in Betracht kommenden Temperaturoszillationen erhebliche Ausschläge liefert. Die Amplitude und das Zeitmaß dieser Oszillationen werden aber im allgemeinen vergrößert werden, wenn man z. B. durch Umhüllung des Quecksilberregulators mit einem schlechten Wärmeleiter bewirkt, daß derselbe noch langsamer der Temperaturveränderung der Luft folgt.

Da solche Oszillationen durch jede Störung hervorgerufen werden, so müssen sie auch eintreten, wenn, bei Konstanz des Gasdrucks, z. B. durch die Herabsetzung der Zimmertemperatur, die Wärmeabgabe des Thermostaten gesteigert wird, oder wenn, infolge einer neuen Einstellung des Quecksilbers im Regulator, die Temperatur im Thermostaten auf einen anderen Gleichgewichtszustand übergeht. Bei diesen und anderen Veränderungen werden aber die transitorischen Oszillationen bei einem plötzlichen Übergang den höchsten Wert erreichen und demgemäß bei einem genügend langsamen Übergang soweit zurückgehen, daß sie sich der unmittelbaren Wahrnehmung entziehen. Demgemäß wird bei normalen Verhältnissen, unter denen die in Betracht kommenden Faktoren fortwährend in gewissen Grenzen variieren, keine absolute Konstanz, sondern nur ein Mittelwert erhalten, um den die Temperatur in sehr engen oder in weiteren Grenzen oszilliert. Analog verhält es sich aber bei allen Regulationen, die auf die Erhaltung des bisherigen oder auf die Herbeiführung eines neuen Gleichgewichtszustands abzielen.

Dem Wesen nach gelten diese Gesichtspunkte auch für jeden Organismus, dessen regulatorisches Walten sich allgemein darin ausspricht, daß jede (aitiogene oder autogene) Störung oder Veränderung eine Tätigkeit erweckt, die auf den Ausgleich der Störung oder auf die Herstellung des den neuen Verhältnissen entsprechenden Zustands hinarbeitet. In allen diesen Fällen ist aber zu erwarten, daß sowohl die Wiederherstellung des bisherigen, als auch der Übergang in einen neuen (wenn auch vergänglichen) Gleichgewichtszustand mit Schwankungen um die Mittellage ver-

knüpft sind.[1]) Diese Forderung müssen wir, als zum Wesen der Selbstregulation gehörend, generell aufstellen, wenn auch der Nachweis der Übergangsschwankungen vielfach nicht möglich sein wird. Denn einmal ist es öfters, wie z. B. zumeist in bezug auf den Stoffwechsel, unmöglich, geringe transitorische Änderungen zu erkennen, und ferner dürften die Ausgleichoszillationen, auch bei den der Beobachtung leichter zugänglichen Bewegungsreaktionen vielfach so geringfügig sein, daß sie nur schwer oder gar nicht wahrnehmbar sind.

Immerhin berechtigen die bis dahin vorliegenden Erfahrungen zu der Annahme, daß die fraglichen Oszillationen bei sorgfältigen Studien, wenigstens bei ansehnlichen und schnell verlaufenden Bewegungsvorgängen, allgemein nachweisbar sein werden. Deutlich und zum Teil recht ansehnlich treten die Ausgleichoszillationen hervor bei Stengeln, Wurzeln usw., die nach einer gewaltsamen oder nach einer tropistischen Krümmung, sowie bei den Blattstielen von Mimosa, die nach einer Stoßreizung selbstregulatorisch (autotopistisch) in die frühere Lage zurückkehren.[2]) Ferner gehen z. B. bei einer geotropischen oder einer anderen tropistischen Reaktion die Organe unter gewissen Oszillationen in die den neuen Bedingungen entsprechende Gleichgewichtslage über.[3]) Ebenso gehören hierher die Nachschwingungen, die durch eine photonastische oder thermonastische Reizung veranlaßt werden, gleichviel, ob es sich bei der ausgelösten Reaktion um eine transitorische Ablenkung oder um eine dauernde Verschiebung der Lage handelt (S. 406). Die Ansehnlichkeit dieser Nachschwingungen kennzeichnet eben nur eine reaktionelle Eigentümlichkeit der schlaftätigen Pflanzen, bedingt aber keine prinzipiellen Unterschiede gegenüber den schwächeren Übergangsoszillationen. Zudem gibt es, wie schon hervorgehoben wurde (S. 434), alle Abstufungen, und bei einer schwachen photo- oder thermonastischen Reizung wird auch bei einer schlaftätigen Pflanze die Amplitude der Nachschwingungen auf einen geringen Wert reduziert.

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. u. a. Bd. 1, S. 25, 517; Bd. 2, S. 366, 596, 653. — Derartige Bewegungsoszillationen können also auch eintreten, wenn durch den Außenanstoß an sich kein bestimmter oder kein bestimmt gerichteter Bewegungsvorgang ausgelöst wird.

2) Vgl. Pfeffer, l. c. Bd. II, S. 366, 490, 596, 653, sowie Baranetzky, Flora 1901, Ergänzungsband, S. 145—154.

3) Siehe z. B. Pfeffer, l. c. Bd. II, S. 653.

Daß diese Ausgleichoszillationen in der Regel gering ausfallen, ist natürlich in erster Linie durch die spezifischen Eigenschaften des Objekts bedingt, doch dürften diese Oszillationen wohl auch etwas ansehnlicher werden, wenn man einen wesentlich schnelleren Verlauf der pflanzlichen Bewegungsreaktionen herbeiführen könnte. Denn ein verlangsamter Gang der Reaktion, auch wenn er nicht durch den allmählichen Verlauf der Außenbedingungen, sondern durch die Innenfaktoren verursacht wird, dürfte im allgemeinen eine Verringerung der Ausgleichoszillationen (der Nachschwingungen) zur Folge haben (S. 407, 437).

§ 19. Fortsetzung.

Die Nachschwingungen der Tagesperiode, wie überhaupt aller Reaktionen sind natürlich nicht, wie etwa bei einem Pendel oder einer Stahlfeder, die rein mechanischen Folgen der realisierten Ausbiegung, sondern der Ausdruck einer physiologischen, rhythmisch arbeitenden Innentätigkeit, die als ein reaktioneller Erfolg der äußeren Anstöße und der Inanspruchnahme in Aktion tritt. Da demgemäß der Verlauf und das Zeitmaß der angeregten Oszillationen von den Eigenschaften des Objekts abhängt, so ist es nicht nötig, daß Isochronie zwischen den Nachschwingungen und den veranlassenden Reaktionen besteht.[1]) Das zeigt, um ein Bild zu gebrauchen, auch ein Pendel, das, sobald es sich selbst überlassen ist, in dem durch seine Eigenschaften (seine Länge) bestimmten Rhythmus nachschwingt, wenn es auch zuvor gewaltsam (also durch Außeneinflüsse) in einem kürzeren oder längeren Rhythmus hin und her bewegt worden war. Analoges kommt tatsächlich bei den physiologischen Nachschwingungen vor, doch kann man eine derartige Beziehung nicht für alle Fälle fordern, da die physiologischen Konstellationen und Tätigkeiten mit den Bedingungen veränderlich sind, und da es deshalb möglich ist, daß sich in gewissen Fällen das Tempo der Nachschwingungen mit dem Rhythmus der Außeneinflüsse verändert.

1) Schon an anderer Stelle (Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 490 Anmerkung) habe ich hervorgehoben, daß ich die Nachschwingungen stets als einen physiologischen Prozeß, also nicht, wie es Schwendener anzunehmen scheint, als einen einfachen mechanischen Vorgang aufgefaßt habe, wie er bei dem Nachschwingen eines Pendels vorliegt.

Dem durch das Pendel repräsentierten Typus schließt sich das Blatt von Phaseolus an, da in demselben die Tendenz besteht bei den Nachschwingungen annähernd einen tagesperiodischen Rhythmus einzuhalten, wie sich darin zeigt, daß die Nachschwingungen auch dann einen 12 : 12 stündigen Rhythmus einschlagen, wenn die Blattbewegungen zuvor, infolge der photonastischen Wirkungen eines 18 : 18 stündigen Beleuchtungswechsels, in einem 18 : 18 stündigen Rhythmus ausgeführt worden waren (S. 357, 424). Vermutlich ist eine derartige Eigenschaft bei den schlaftätigen Pflanzen allgemeiner vorhanden, doch läßt sich auf Grund der vorliegenden Untersuchungen keine generelle Entscheidung treffen, die auch deshalb nicht so leicht ist, weil es möglich ist, daß die Nachschwingungen bei bestimmten Versuchsbedingungen modifiziert oder unterdrückt werden.

Das ist auch bei der Interpretation der Versuche mit den Blättchen von Albizzia zu beachten, die ergaben, daß diese Blättchen nach den normalen Schlafbewegungen tagesrhythmische Nachschwingungen ausführten, die aber nicht sicher zu erkennen waren, bei Blättchen, die unter dem Einfluß eines 6 : 6 stündigen Beleuchtungswechsels eine 6 : 6 stündige Schwingungstätigkeit vollführt hatten (S. 320). Dagegen machte sich in einem älteren Versuche (Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, Taf. I, *B*) zunächst ein tagesperiodisches Nachschwingen der Blättchen von Albizzia bemerklich, als, nach dem Ausklingen der Tagesperiode in kontinuierlicher Beleuchtung, die Pflanze in das Dunkle gebracht worden war. Aus dem Umstand, daß nach dem 6 : 6 stündigen Beleuchtungswechsel Nachschwingungen (von geringer Amplitude) der Blättchen von Albizzia beobachtet wurden, die ein ähnliches Tempo einhielten, folgt noch nicht, daß der Rhythmus der Nachschwingungen durch den Rhythmus der vorausgegangenen photonastischen Bewegungen bestimmt wurde. Denn eine ähnliche Nachschwingungsperiodizität wurde auch nach einem 3 : 3 stündigen Beleuchtungs- und Bewegungsrhythmus beobachtet, und ferner pflegen kleine Oszillationen in einem ähnlichen Tempo auch unmittelbar nach dem Ausklingen der tagesperiodischen Nachschwingungen in Dauerbeleuchtung und im Dunkeln aufzutreten (vgl. S. 320).

Bei den Blättchen von Mimosa Speggazzinii wurden aber nach einem 6 : 6 stündigen Beleuchtungs- und Bewegungsrhythmus im

Dunkeln tagesperiodische, im Dauerlicht dagegen Nachschwingungen beobachtet, bei denen ein Hin- und Hergang ungefähr in 15 Stunden vollbracht wurde. Warum aus diesen Einzelversuchen kein sicherer Schluß gezogen werden kann, ist S. 339 erörtert worden. Übrigens zeigt die in der Fig. 36 S. 435 dargestellte Kurve, daß bei der Blüte von Tulipa auf eine thermonastische Reaktion eine Nachschwingung von geringer Amplitude folgt, die beinahe den Tagesrhythmus erreicht (30. 1. 6 Abends bis ca. 4 Nachm. am 31. 1.).

Da bei Isochronie der Nachschwingungen und der sich täglich wiederholenden photo- oder thermonastischen Reizwirkungen ein gleichsinniges Zusammenwirken erzielt wird, so muß es vorteilhaft erscheinen, daß die schlaftätigen Organe, vermöge ihrer Eigenschaften, eine tagesperiodische Nachschwingungstätigkeit anstreben. Jedoch zeigt schon die Tatsache, daß durch einen entsprechenden Beleuchtungswechsel sowohl ein tagesperiodischer, als auch ein kürzerer oder längerer Bewegungsrhythmus erzielt werden kann, daß die Nachschwingungen für das Zustandekommen der normalen Schlafbewegungen nicht gerade notwendig sind. Wohl aber dominiert der photo- oder thermonastische Reaktionserfolg derart, daß in den Kurven, die bei kürzerem (Blättchen von Albizzia und Mimosa) oder längerem (Phaseolus) Beleuchtungs- und Bewegungsrhythmus geschrieben werden, die tagesperiodischen Bestrebungen gar nicht oder kaum bemerklich werden (S. 319, 337, 357). Da solches bei einem 18 : 18 stündigen Beleuchtungswechsel auch bei den Blättern von Impatiens (S. 389), sowie bei dem Blattstiel von Lourea (S. 376) beobachtet wurde, so dürfte dieses Verhalten bei schlaftätigen Pflanzen die Regel sein.

Obgleich über das Tempo der Ausgleichoszillationen bei anderen Reaktionen vergleichende Studien fehlen, so ist doch aus den vorliegenden Tatsachen zu entnehmen, daß bei diesen Oszillationen ein sehr verschiedenes und öfters auch ein viel kürzeres Tempo eingehalten wird. So fand u. a. Baranetzky[1]), daß nach dem gewaltsamen Einkrümmen des Epicotyls von Phaseolus multiflorus ein Hin- und Hergang der sich anschließenden Oszillationen in einigen Stunden ausgeführt wurde. Ist nun auch nicht untersucht, bis zu welchem Grade das Zeitmaß dieser Oszillationen

1) Baranetzky, l. c. S. 151.

durch die Schnelligkeit und die Größe der Einkrümmung beeinflußt wird, so ist es doch sehr wahrscheinlich, daß, je nachdem man das gleich weitgehende Einkrümmen in kurzer Zeit oder sehr allmählich ausführt, das Tempo der Ausgleichoszillationen kürzer oder länger ausfallen wird als die Einkrümmungszeit. Ähnlich dürften auch die Beziehungen zwischen der Zeit sein, die bei der Ausführung einer geo- oder heliotropischen Krümmung und bei der Abwicklung derjenigen Oszillationen verstreicht, die bei dem Ausgleich dieser tropistischen Krümmungen am Klinostaten auftreten.

Es kann ferner von vornherein als sicher angesehen werden, daß sowohl das Zeitmaß der tagesperiodischen Nachschwingungen, als auch das der übrigen Ausgleichoszillationen mit den gebotenen Bedingungen in gewissen Grenzen veränderlich ist. Denn ein solches Verhalten treffen wir bei allen physiologischen Reaktionen und demgemäß auch bei den photo- und thermonastischen Vorgängen (S. 423), sowie bei den autonomen periodischen Bewegungen, die ebenfalls einer internen rhythmischen Tätigkeit ihre Entstehung verdanken (§ 21). Bis dahin fehlen aber nähere Untersuchungen, und so ist auch nicht bekannt, ob und in wie weit das Tempo der Nachschwingungen der Tagesperiode mit der Verschiebung der Temperatur oder anderer Bedingungen verändert wird. Übrigens treten auch bei günstigen Außenbedingungen, unter denen fast alle bisherigen Beobachtungen über diese Nachschwingungen angestellt wurden, immer gewisse und zuweilen erhebliche Abweichungen von dem tagesperiodischen Rhythmus ein.[1]) Wenn speziell der Nachschwingungsrhythmus zuletzt, also vor dem Ausklingen, öfters eine gewisse Verkürzung erfährt[2]), so dürfte dieses nicht allein mit dem Nachlassen der Bewegungsgröße zusammenhängen, da in anderen Fällen, trotz der geringen Bewegungsamplitude, annähernd der Tagesrhythmus eingehalten wird. Da aber die Nachschwingungen durch interne Prozesse reguliert werden, die ohne Frage mit den obwaltenden Bedingungen veränderlich sind, so ist es denkbar, daß diese Prozesse in bestimmten Fällen durch den bei dem Wechsel des veranlassenden Außen-

1) Vgl. z. B. die Kurven Fig. 13, 14, S. 313 u. 315; Fig. 22, S. 347, Fig. 25 *B*, S. 358; Fig. 31 *A*, S. 380, sowie Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 51.

2) Vgl. die in der Anmerkung 1 zitierten Kurven und Literaturangaben.

faktors eingehaltenen Rhythmus in der Weise beeinflußt werden, daß sich mit diesem Rhythmus in gleichsinniger Weise das Tempo der Nachschwingungen ändert.

§ 20. Fortsetzung.

Über die inneren Vorgänge durch welche die Nachschwingungen reguliert werden, wissen wir ebensowenig etwas näheres, wie über die Prozesse, durch welche die rhythmischen, autonomen Oszillationen verursacht werden. Jedoch geht aus der Tatsache, daß die autonomen Bestrebungen, sowie die Nachschwingungsbestrebungen auch dann fortdauern, wenn die Ausführung der angestrebten Bewegungen durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist, soviel hervor, daß die Realisierung der Einkrümmung für das Zustandekommen der maßgebenden rhythmischen Prozesse nicht notwendig ist.[1]) Ein analoges Resultat wird sich vermutlich auch für andere Ausgleichoszillationen ergeben, abgesehen von denjenigen, die speziell durch die gewaltsame Einkrümmung eines Organes erweckt werden.

So gut wie bei den aitionastischen Reaktionen, ist auch bei den sich anschließenden Nachschwingungen die Bewegungsrichtung durch die dorsiventralen usw. Eigenschaften bestimmt. Doch scheinen sich auch diejenigen Ausgleichoszillationen, die z. B. bei radiären Organen durch eine tropistische Reizung erweckt werden, in der Hauptsache in der hierbei eingeschlagenen Krümmungsebene zu vollziehen. Indes kommen augenscheinlich ansehnliche Abweichungen vor, die aber auch bei manchen tagesperiodischen Bewegungen und bei den sich anschließenden Nachschwingungen gefunden werden.[2])

1) Vgl. diese Arbeit S. 410, 418. Diese Fortdauer wurde bereits von mir früher (Periodische Bewegungen 1875, S. 103) mit Hilfe des Heheldynamometers konstatiert und neuerdings auch, für die Nachschwingungen der Schlafbewegungen des Blattes von Phaseolus, in der S. 410 angegebenen Weise durch Selbstregistrierung festgestellt.

2) Vgl. diese Arbeit S. 375 (Blattstiel von Lourea) und S. 378 (Blattstiel von Mimosa). — Wenn ein schlaftätiges Blatt durch einseitige Beleuchtung der Seitenflanke des Gelenks in eine schiefe Lage gebracht wird, so wird nach F. M. Pertz und Fr. Darwin (Proceedings of the Philosophical Society Cambridge 1900, Bd. 10, S. 259) am nächsten Morgen eine ähnliche Lage bei der im Dunkeln gehaltenen Pflanze gefunden. Ob diese Reaktion in allen Fällen eintritt und was dabei auf Nachschwingungen oder andere Umstände fällt, ist aus der kurzen Notiz der genannten Forscher nicht zu ersehen.

Überhaupt sind noch viele Punkte aufzuklären. So ist z. B. noch nicht untersucht, ob die Nachschwingungen, die auf eine bestimmte Einkrümmungsgröße folgen, dieselbe Amplitude und Zeitdauer einhalten, oder ob diese Vorgänge, je nach der Natur des die Einkrümmung veranlassenden Reizanstoßes, verschieden ausfallen. Eine derartige Differenz ist sehr wohl möglich, und jedenfalls zeigt das Nebeneinanderbestehen von autonomen Oszillationen und tagesperiodischen Nachschwingungen, daß sich in demselben Organe gleichzeitig zwei verschiedenartige, rhythmische Prozesse abspielen können. Damit würde es wohl vereinbar sein, daß z. B. bei einer Gruppe von tropistischen oder bei einer Gruppe von aitionastischen Reizreaktionen nur eine Differenz in bezug auf den Perzeptionsprozeß, aber nicht in bezug auf die sich anschließende Reizkette besteht.[1]) Jedoch läßt sich eine solche Übereinstimmung nicht schlechthin auf Grund der Erfahrung behaupten, daß bei dem Blatte von Phaseolus die tagesperiodischen, thermonastischen Reizungen ähnliche Nachschwingungen hervorrufen, wie die photonastischen Reizungen (S. 368).

Falls aber ein Organ gleichzeitig verschiedenartige Reizungen erfährt, so ist das Zusammengreifen der hierdurch erweckten heterogenen Nachwirkungsbestrebungen unter sich und mit den autonomen Oszillationen, nach denselben Gesichtspunkten zu beurteilen, wie das simultane Wirken verschiedener Reizanstöße. Denn tatsächlich handelt es sich in dem einen wie in dem anderen Falle um das Zusammenwirken interner Prozesse, die durch differente Anstöße ausgelöst wurden.[2])

Speziell bei dem Blattstiel von Mimosa Speggazzinii ist schön zu sehen, daß die an sich ansehnlichen autonomen Bewegungen, beim Zusammentreffen mit den photonastischen Reaktionen und den sich anschließenden tagesperiodischen Nachschwingungen, weitgehend ausgeschaltet werden und sich bei dem Nachlassen der Nachschwingungen allmählich wieder einschleichen (Fig. 31 und S. 381). Andererseits wäre es auch möglich, daß sich zwei Nachschwingungen zwar zu einer Resultante vereinen, daß aber sehr bald oder von Anfang an, nur die eine Nachwirkung zu bemerken ist, weil die andere viel schneller ausklingt. Diese und die sich

1) Siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 359.
2) Vgl. Pfeffer, l. c., Bd. II, S. 361, 365, 615, 750.

anschließenden Fragen haben aber ein höheres Interesse, da es sich dann, wenn sich beim Zusammenwirken von zwei oder einigen Außenreizen eine Bewegungsresultante ergibt, darum handelt, ob die Nachschwingungen sich ganz oder eine gewisse Zeit nach dieser Bewegungsresultante, oder von Anfang an, nur nach einer der induzierten Reizungen richten.[1])

Da die Nachwirkungen der Schlafbewegungen annähernd den Rhythmus dieser letzteren einhalten, so werden im allgemeinen die Nachschwingungen und die sich täglich wiederholenden photonastischen (oder thermonastischen) Reaktionen gleichsinnig zusammenwirken. Ein Erfolg dieser Summation tritt indes gewöhnlich selbst dann nicht sehr hervor, wenn man von einer Pflanze ausgeht, die bei kontinuierlicher Beleuchtung die tagesperiodischen Nachschwingungen eingestellt hat, weil häufig schon die erste photonastische Reizung beinahe oder ganz die maximale Bewegungsamplitude auslöst. Wenn aber durch eine partielle Dämpfung der Tantalbeleuchtung nur eine schwächere tagesrhythmische, photonastische Reizwirkung ausgeübt wurde, so war bei den Blättern von Albizzia (S. 325) und Phaseolus (S. 350), sowie besonders bei den Blättern von Siegesbeckia (S. 398) eine allmähliche Zunahme der täglichen Bewegungsamplitude zu bemerken, die auf diese Weise im Laufe von 2—4 Tagen den den obwaltenden Verhältnissen entsprechenden Maximalwert erreichte. Eine derartige Akkumulierung trat auch bei den Blättern von Phaseolus hervor, als die Pflanze, nach dem Ausklingen der Tagesperiode in Dauerbeleuchtung, an jedem Tage 6 Stunden verdunkelt und 18 Stunden beleuchtet wurde, weil eben diese Verdunklungszeit nicht ausreichte, um die volle photonastische Reaktionsfähigkeit herzustellen (S. 353). Ferner kam bei dem Blattstiel von Mimosa Speggazzinii die Wirkung der Akkumulierung darin zur Geltung, daß die weitgehende Unterdrückung der ansehnlichen autonomen Bewegungen, und damit die Herstellung des normalen Verlaufs der Schlafbewegungen, erst in 2 Tagen erzielt wurde, als eine Pflanze, die zuvor in Dauerbeleuchtung gehalten worden war, dem tagesrhythmischen Beleuchtungswechsel ausgesetzt wurde. Auch deuten die S. 368 mitgeteilten Versuche mit den Blättern von Phaseolus darauf hin, daß bei einem tagesrhythmischen Temperaturwechsel

1) Dieses Problem ist z. B. angedeutet bei Pfeffer, l. c., Bd. 2, S. 257.

ebenfalls eine allmähliche Vergrößerung der Bewegungsamplitude eintritt.

In prinzipieller Hinsicht faßte ich somit die Akkumulation in meinen Periodischen Bewegungen 1875, S. 39 richtig auf, in denen ich auch (S. 42) hervorhob, daß die besagte Akkumulation nicht hervortreten kann, wenn schon ein einzelner Beleuchtungswechsel eine zu ansehnliche Bewegung hervorruft, und daß die Akkumulation nicht für die Schlafbewegungen aller Organe eine wesentliche Bedeutung hat[1]). Jedoch wurde ich zur Überschätzung der Akkumulation für andere Fälle dadurch verleitet, daß ich das Zustandekommen der Nachtstellung durch die Erhellung am Morgen bei Phaseolus usw. nicht kannte, und deshalb, auf Grund der schwachen Bewegung, welche bei Phaseolus usw. durch eine Verdunklung am Tage hervorgerufen wird, zu der Ansicht gedrängt wurde, daß normalerweise die volle Amplitude der Schlafbewegungen erst durch Akkumulation zustande komme.[2])

Tatsächlich fallen bei allen näher untersuchten Pflanzen die photo- und thermonastischen Reaktionen so ansehnlich aus, daß unter normalen Verhältnissen die Akkumulation bei dem Zustandekommen der Schlafbewegungen keine hervorragende Rolle spielt. Dieses Überwiegen der photonastischen oder thermonastischen Wirkungen bringt es auch mit sich, daß sich die Phasen der Schlafbewegungen leicht um 12 Stunden verschieben lassen, wenn während der Nacht beleuchtet und während des Tages verdunkelt wird.[3]) Ob auch Objekte vorkommen, bei denen die Akkumulation zur Erzielung ansehnlicher Schlafbewegung oder anderer Bewegungsvorgänge notwendig ist, müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

Da spezifische Eigenheiten bekannt sind, so ist es auch denkbar, daß es Pflanzen gibt, bei denen die autonomen Bewegungen einen tagesperiodischen Rhythmus einhalten, der dann bei voller Konstanz der Außenbedingungen fortgesetzt wird. Wenn dieses vorkommen sollte, und wenn man dann vielleicht mit Recht die Tagesperiode als eine Regulation der autonomen Bewegungen

1) Vgl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 490, und diese Arbeit S. 442.

2) Näheres über die Verhältnisse und die Ursachen, die zu dem Irrtume führten, ist zu ersehen in dieser Arbeit S. 365, 393, 416.

3) Vgl. S. 321 usw. Ferner in bezug auf die Erzielung eines kürzeren oder längeren Rhythmus S. 168.

ansehen müßte, so würde dieses doch in keiner Weise gegen den nachgewiesenen aitiogenen Ursprung der Schlafbewegungen bei anderen Pflanzen in das Feld geführt werden können.

Die mit Bezug auf die Schlafbewegungen erörterten Verhältnisse sind überall in Betracht zu ziehen, wo durch die periodische Veränderung eines oder einiger Außenfaktoren eine rhythmische Tätigkeit erregt und unterhalten wird.[1]) Jedoch liegen für andere Fälle, speziell auch für die übrigen mannigfachen rhythmischen Vorgänge, die durch den täglichen oder jährlichen Wechsel der Außenbedingungen veranlaßt werden, keine näheren Studien über die Nachschwingungen und somit auch nicht darüber vor, ob und wie weit diese für die Erzielung bestimmter Erfolge Bedeutung haben.

Eine gewisse Akkumulierung tritt in den Versuchen von Darwin und Pertz[2]) hervor, bei welchen zwei opponierte Flanken von Keimsprossen usw. alternierend je $^1/_4$ oder $^1/_2$ Stunde einem heliotropischen oder geotropischen Reiz ausgesetzt wurden. Denn unter diesen Umständen kam ein entsprechender Bewegungsrhythmus gewöhnlich erst deutlich zustande, nachdem der Reizwechsel einige Mal wiederholt worden war. Daß bei dieser Regulierung der Akkumulation eine gewisse Rolle zufällt, ist ferner daraus zu entnehmen, daß nach dem Einstellen der alternierenden tropistischen Reizung eine Nachschwingung von 1—$1^1/_2$ Rhythmen eintrat, wobei, wenigstens zum Teil, das Tempo der tropistischen Hin- und Herbewegung annähernd eingehalten wurde. Da aber nicht festgestellt wurde, ob eine solche Übereinstimmung auch bei einem kürzeren oder längeren Reizungsrhythmus, sowie bei einer kleineren oder größeren Bewegungsamplitude gefunden wird, so läßt sich aus diesen Untersuchungen nicht ersehen, ob hier Fälle vorliegen, bei denen die Nachschwingungen stets das Tempo der veranlassenden aitiogenen Reizungen einhalten (vgl. S. 443).

Ferner ist offenbar die tägliche Periodizität der Zuwachsbewegung ein rhythmischer Prozeß, der tagesperiodische Nachschwingungen zur Folge hat. Jedoch ist noch nicht ermittelt, ob die Nachschwingungen für die Tagesperiodizität der Zuwachsbewegung bedeutungsvoller sind, als für die Erzeugung der

1) Siehe Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 247.

2) Fr. Darwin und D. Pertz, Annals of Botany 1903, Bd. 17, S. 93; 1892, Bd. 33, S. 245.

Schlafbewegungen. Ohnehin ist aus der Behandlung des Gegenstandes in meiner Physiologie (II. Aufl., Bd. 2, S. 257) zu ersehen, daß diese Wachstumsperiodizität noch nicht genügend aufgehellt ist, und bei ferneren Studien über diesen Gegenstand werden alle die Erfahrungen in Betracht zu ziehen sein, die wir in bezug auf die Schlafbewegungen gewonnen haben.

Übrigens sind die durch Wachstum vermittelten Schlafbewegungen zugleich Beispiele für die tagesperiodischen Nachschwingungen einer aitiogenen Wachstumsperiodizität, während durch die Variationsbewegungen eine tagesperiodische Änderung derjenigen Spannungsverhältnisse (der Gewebespannung) angezeigt wird, durch welche die Schlafbewegungen, sowie deren Nachschwingungen vermittelt werden. Da aber bei jeder Variation der Zuwachsbewegung eine gewisse Modifikation der Gewebespannung[1]) zu erwarten ist, so dürfte sich auch eine Rhythmik dieser, Hand in Hand mit den Nachschwingungen der täglichen Wachstumsperiodizität abspielen. Ferner werden alle anderen Vorgänge, also auch alle Stoffwechselprozesse, die genetisch mit den Wachstums- und Bewegungsprozessen verknüpft sind, mit der Variation dieser eine entsprechende rhythmische Schwankung erfahren, gleichviel, ob es sich um eine tägliche oder um eine andersartige Rhythmik handelt (vgl. 439).[2])

Anscheinend bietet aber die jährliche Ruheperiode Beispiele für ein langes Nachklingen der durch den jährlichen Wechsel der Außenbedingungen hervorgerufenen Periodizität.[3]) Denn wenn

1) Über die Tagesperiodizität der Gewebespannung vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 74.

2) Sofern die Bewegung der Gelenke durch Turgoränderungen vermittelt wird, würden also auch diese tagesperiodische Schwankungen bei den Nachschwingungen erfahren. Möglich wäre es also auch, daß das tägliche Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen Nachschwingung zur Folge hat. Ob dieses wirklich zutrifft, ist durch die Untersuchungen von F. Darwin (Philosoph. Transact. of the Royal Soc. 1898, Ser. B., Bd. 190, S. 595; Botanic. Gazette 1904, Bd. 37, S. 102) noch nicht sicher gestellt.

3) Ich beschränke mich auf diese kurzen Andeutungen, unter Verweisung auf die Behandlung des Gegenstandes in meiner Physiologie (II. Aufl., Bd. 2, S. 269), in der u. a. auch darauf hingewiesen ist, daß eine Jahresperiodizität nicht nur durch den Wechsel der Temperatur, sondern auch durch den Wechsel anderer Faktoren hervorgerufen werden kann. Tatsächlich ist die Sachlage dem Wesen nach durch die inzwischen erschienene Arbeit Howards (Unters. ü. d. Winterruheperiode der Pflanzen 1906) nicht verschoben worden. Denn wenn auch die Beibringung weiterer Belege für die frühzeitige Aufhebung der Winterruhe sehr

z. B. gewisse Pflanzen, die bei uns eine Winterruhe einhalten, nach dem Versetzen in ein möglichst gleichmäßiges, warmes Klima

dankenswert ist, so wird doch im Prinzip damit nichts neues gesagt, da Beispiele für Verkürzung und Aufhebung der Winterruhe schon früher bekannt waren, und demgemäß in meiner Physiologie in dem oben angedeuteten Sinne interpretiert werden konnten. Dabei ist dargetan, daß eine Aufhebung der Winterruhe auch schon bei Beibehaltung der üblichen großen Periode der einzelnen Knospe möglich ist, daß aber auch diese Periode eine veränderliche Größe ist, die eine Modifikation zuläßt.

Auf die Frage aber, ob auch in bestimmten Fällen, bei Konstanz der Außenbedingungen, eine Periodizität eingehalten wird, und wie lange etwa das Nachklingen einer induzierten Jahresperiodizität anhält, geht Howard überhaupt nicht ein. Diese Frage kann aber nicht schlechthin auf Grund der Erfahrung beantwortet werden, daß die Jahresperiodizität durch bestimmte Eingriffe und Bedingungen modifizierbar oder eliminierbar ist. Denn man könnte doch u. a. auch ein Uhrwerk so konstruieren, daß durch bestimmte Außenbedingungen (z. B. durch die Verlängerung, welche ein Stab durch die Temperaturerhöhung erfährt) das Schlagwerk oder auch elektrische Kontakte ausgeschaltet werden, durch welche bis dahin in periodischer Wiederholung, Auslösungen in der Nähe oder Ferne vermittelt wurden, und doch wird deshalb niemand bestreiten wollen, daß das Uhrwerk zuvor (also unter anderen, auch wieder herstellbaren Bedingungen), durch seine selbstregulatorische Tätigkeit das Schlagen der Stunden und die anderen fraglichen Auslösungen vermittelte. Auch bleibt es z. B. eine unbestreitbare Tatsache, daß der Blattstiel von Mimosa Speggazziuii bei voller Konstanz der Außenbedingungen ausgezeichnete rhythmische (autonome) Bewegungen ausführt, obgleich diese durch den Einfluß des täglichen Beleuchtungswechsels (infolge der hierdurch bewirkten Inanspruchnahme) fast gänzlich ausgeschaltet werden können (vgl. § 21).

Es kann doch überhaupt kein Zweifel darüber bestehen, daß auch dem Organismus ein selbstregulatorisches Walten zukommt, vermöge dessen (bei Konstanz der Außenbedingungen) z. B. nicht nur rhythmische Bewegungen in einem kürzeren Tempo, sondern auch (gleichviel in welcher Weise und mit welchen Mitteln) selbsttätig Verschiebungen der Konstellationen (der Bedingungen) geschaffen werden, durch die auch der Entwickluugsgang dirigiert und in andere Bahnen geleukt wird. Nur zur Kennzeichnung, daß dem so ist, daß sich also ein uns entgegentretendes Geschehen bei voller Konstanz der Außenbedingungen abspielt, habe ich, ohne irgend eine andere Voraussetzung, die Bezeichnungen „autonom" oder „autogen" benutzt. Dabei ist zudem nachdrücklichst betont, daß es eine von der Außenwelt unabhängige Tätigkeit überhaupt nicht gibt, daß ferner durch die selbstregulatorische Änderung der inneren Konstellationen wiederum die Wechselwirkungen mit den Außenbedingungen fortwährend modifiziert werden, so daß diese hierdurch eine andere Wirkung und Bedeutung für den Organismus erhalten (Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S 161, 388, 82, 247 usw.). Was in dem soeben Gesagten schon inbegriffen ist, daß nämlich mit einem Übergang auf andere, konstante Außenbedingungen auch die autonome (selbstregulatorische) Tätigkeit eine gewisse oder auch eine weitgehende quantitative oder qualitative Veränderung erfährt, habe ich außerdem an verschiedenen Stellen nachdrücklich hervorgehoben. Wenn Klebs (vgl. z. B. Biologisches Centralblatt 1904, Bd. 24, S. 291, sowie die später erschienenen Arbeiten dieses Autors) ein solches autonomes (selbstregulatorisches)

im Laufe einiger Jahre dahin kommen, ununterbrochen zu wachsen und Knospen auszutreiben, so kann das nur als ein allmähliches Ausklingen der Regulationen und der Nachschwingungen angesehen werden, die durch den vorausgegangenen Wechsel der Jahreszeiten verursacht worden waren. Wird aber bei derselben Pflanze in Madeira die Jahresperiodizität eingehalten, so folgt daraus nur, daß zu einer solchen Regulation schon ein rhythmischer Wechsel der Außenbedingungen ausreicht, bei dem auch in der kühlen Jahreszeit noch gute Vegetationsbedingungen bestehen bleiben.[1]) In analogem Sinne genügt auch die tägliche Wiederholung einer mäßigen Lichtschwächung, um die Fortdauer schöner Schlafbewegungen zu erzielen. So wie aber neben den Schlafbewegungen autonome Oszillationen vorhanden sein können, so ist es möglich, daß es auch Pflanzen gibt, bei denen, trotz voller Konstanz der

Walten anzweifelt, dann muß er konsequenterweise auch behaupten, daß z. B. einer Uhr (bei Konstanz der Außenbedingungen) ein selbstregulatorischer Gang nicht zukommt, oder er muß zugeben, daß seine Ausführungen gar nicht gegen diejenige Begriffsbestimmung von „autonom" gerichtet ist, die ich, so sollte ich meinen, doch in unzweifelhaftester Weise gekennzeichnet habe.

In Wirklichkeit liegen übrigens den Erörterungen von Klebs über die Bedeutung der inneren und äußeren Faktoren (Bedingungen, Konstellationen) und deren Zusammenwirken für das physiologische Geschehen, also auch für die formative Tätigkeit, dieselben prinzipiellen Gesichtspunkte zu Grunde, wie den bezüglichen Auseiandersetzungen in meiner Physiologie, wenn man sachgemäß zunächst nur die allgemeinen Fundamente in das Auge faßt. In dieser ist auch an verschiedenen Stellen in der bestimmtesten Weise hervorgehoben, daß die formative Tätigkeit stets durch die jeweilige Konstellation der äußeren und der ebenfalls (selbsttätig und mit den Außenfaktoren) veränderlichen inneren Bedingungen bestimmt wird und sich demgemäß mit der Variation eines jeden einzelnen Faktors in etwas ändern muß, daß ferner diese Änderung, auch infolge der Modifikation der Außenbedingungen, soweit gehen kann, daß die formative Tätigkeit in ganz andere Bahnen gelenkt wird, die ohne solche Änderungen nicht eingeschlagen worden wären. In dieser Hinsicht konnte ich auf eine stattliche Zahl von gesetzmäßig erreichbaren, auffälligen Erfolgen hinweisen, die für die prinzipielle Frage völlig entscheidend sind, wenn auch zumeist eine nähere Zergliederung in die maßgebenden Faktoren nicht vorlag. Inzwischen ist der Kreis derartiger Erfahrungen durch die planmäßig angestellten, ausgedehnten Untersuchungen von Klebs erweitert worden, in denen auch für konkrete Fälle die maßgebenden, näheren Bedingungen so weit als tunlich präzisiert wurden.

1) Die Richtigkeit der Angabe Schübelers (vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 267), nach der bei Cerealien, wenn sie aus nordischen in wärmere Gegenden verpflanzt werden, die abgekürzte Entwicklungszeit noch ein bis einige Jahre nachklingen soll, wird von Wille (Biolog. Centralblatt 1905, Bd. 25, S. 561) bezweifelt.

Außenbedingungen, zeitweise eine Entlaubung oder eine andersartige relative Ruhephase eintritt, die sich dann natürlich in einem anderen Rhythmus wiederholen kann, als die Jahresperiode. Allerdings ist es nicht leicht, eine exakte experimentelle Entscheidung herbeizuführen, da es schwierig ist, jahrelang alle Außenbedingungen völlig konstant zu erhalten.

Die hier betrachteten rhythmischen Nachwirkungsbewegungen sind nur ein Spezialfall der mannigfachen Nachwirkungen, die als Folge von Reaktionen auftreten. Es soll indes hier nicht auf dieses Problem eingegangen werden, das auch eng mit der Frage nach der Erblichkeit von Reaktionserfolgen (von erworbenen Eigenschaften) verknüpft ist. Wir begnügen uns deshalb mit einem kurzen Hinweis auf einige der Erfahrungen über niedere Organismen, die bereits an anderer Stelle in dem hier in Betracht kommenden Sinne zusammengefaßt wurden.[1]) Denn gerade das Verhalten gewisser Mikroorganismen liefert Beispiele für alle Abstufungen von einer kurzen bis zu einer permanenten Nachwirkung. Das ist z. B. der Fall bei einigen Farbstoff- und Giftbakterien, die man so züchten kann, daß sie die Bildung des Farbstoffs oder des Giftes ganz einstellen, und bei denen dann nach Wiederherstellung der früheren Bedingungen, je nach der Art und der Dauer der ungewöhnlichen Kulturverhältnisse, die Produktion des Farbstoffs oder des Giftes nach einigen oder nach vielen Generationen wiederkehrt oder auch dauernd unterbleibt. Trifft letzteres zu, so ist eine permanente Nachwirkung, und damit eine farblose oder giftfreie Rasse gewonnen, bei der vielleicht während einer jahrelangen Kultur unter normalen Bedingungen ein Rückschlag in die farbstoff- oder giftbildende Ausgangsform nicht beobachtet wird.

Dagegen ergaben die bisherigen Versuche, daß die Akkomodation der Mikroorganismen an Gifte, konzentrierte Lösungen, hohe Temperatur usw. schon im Laufe von einigen Generationen wieder ausklingt. Ebenso zeigen die Erfahrungen bei Menschen und Tieren, daß die durch bestimmte Behandlungen gewonnene Immunität nach kürzerer oder längerer Zeit verloren geht.

Zu den schnell ausklingenden Vorgängen gehören auch die Nachschwingungen der Schlafbewegungen, die also nicht erblich

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Bd. 2, S. 241; Bd. 1, S. 498, 500.

fixiert wurden (S. 333, 400), obgleich die Schlafbewegungen seit ungezählten Generationen (bei vegetativer und bei sexueller Fortpflanzung) in dem üblichen Rhythmus ausgeführt wurden, und obgleich z. B. die autonomen Bewegungen zeigen, daß die Herstellung einer sich erblich erhaltenden periodischen Bewegungstätigkeit sehr wohl möglich ist.[1]) Aber auch bei der Jahresperiodizität scheinen die Verhältnisse ähnlich zu liegen. Denn wenn anscheinend bei bestimmten Pflanzen die induzierte (aitiogene) Jahresperiodizität eine ganze Reihe von Jahren nachklingt, so wird das immerhin nur einer mäßigen Anzahl von Rhythmen entsprechen, und es ist noch durchaus fraglich, ob es auch Fälle gibt, in denen eine dauernde (erbliche) Fixierung der aitiogenen Jahresperiodizität stattgefunden hat. Wie aber die notwendigen reaktionellen Eigenschaften, die wir als gegeben hinnehmen müssen, zustande kamen, das ist eine andere Frage, die wir hier nicht zu behandeln haben (S. 335).

Mit den in dieser Arbeit behandelten oder angedeuteten Modalitäten ist natürlich nicht die Mannigfaltigkeit der Vorgänge erschöpft, die sich als Folge von Auslösungen und Aktionen einstellen, und die wir deshalb als Nachwirkungen bezeichnen können, indem wir dieses Wort in seiner allgemeinen sprachlichen Bedeutung verwenden. Dieses Verfahren scheint mir geboten, weil man eine generelle Bezeichnung für eine Gruppe von Vorgängen doch nicht entbehren kann. Zudem dürfte es für den Augenblick wohl zweckmäßiger sein, in jedem gegebenen Fall die Art der Nachwirkungen zu kennzeichnen, die man im Auge hat. Denn eine bestimmte Abgrenzung zwischen primären Prozessen und Nachwirkungen wird bei der kontinuierlichen Verkettung gewöhnlich nur möglich sein, wenn man an eine äußerlich hervortretende Aktion anknüpfen kann, da uns außerdem zumeist eine genügende Einsicht in den Verlauf der internen Prozesse fehlt.

Aber selbst bei Bewegungsreaktionen liegen die Verhältnisse nicht einfach. So wird man z. B. bei einer transitorischen, photonastischen Krümmungsreaktion darüber streiten können, ob die erste rückgängige Bewegung, die faktisch schon durch die Reiz-

---

1) Vgl. Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 42 Anmerk.; Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 491.

auslösung bedingt ist (S. 411), als Nachwirkung angesehen werden soll, während man zu den Nachwirkungen die rückgängige Bewegung wohl dann rechnen wird, wenn sie nur durch die Realisierung der Einkrümmung ausgelöst wird. Überhaupt wissen wir in sehr vielen Fällen nicht zu sagen, was zunächst durch die Reizauslösung und was durch die sich anschließenden Reaktionen hervorgerufen wurde.[1]) Übrigens ist, wenn wir die Perzeption als den primären Prozeß ansehen, der ganze ausgelöste Vorgang eine Folgereaktion, also eine Nachwirkung. Wenn wir ferner besonders dann geneigt sein werden, von Nachwirkung zu reden, wenn die Reaktion erst nach der Sistierung des Reizanstoßes eintritt, so ist doch zu beachten, daß die interne Verkettung im Prinzip dieselbe sein kann, wenn Reizanstoß und Reaktion unmittelbar aufeinanderfolgen.

Soweit es sich nicht ohne weiteres aus der Behandlung eines Gegenstandes ergibt, wird man jedesmal zu kennzeichnen haben, was man als Nachwirkungen angesehen haben will. Allenfalls kann man speziell die in Bewegungsvorgängen zur Erscheinung kommenden Nachwirkungen als Nachschwingungen oder Ausgleichoszillationen bezeichnen, bei denen man weiter anzugeben hat, ob sie einmal oder mit Wiederholung, also rhythmisch, vor sich gehen. Im allgemeinen wird man wohl zunächst an transitorische Nachwirkungen denken und es demgemäß besonders hervorheben, wenn man permanente Nachwirkungen im Auge hat.[2]) In diesem Falle wird dann u. a. noch mitzuteilen sein, ob es sich um eine erblich gewordene Eigenschaft handelt oder um eine stabile Induktion[3]), die bei der Vermehrung auf sexuellem Wege nicht erhalten wird. Jedenfalls gibt es nicht nur, wie Darwin und Pertz[4]) meinen, zwei, sondern eine ganze Anzahl von Nachwirkungstypen. Indes unterlasse ich es hier, im näheren eine Anzahl von Typen aufzustellen und mit besonderem Namen zu versehen, da auf diese Weise eine besondere Einsicht in das Wesen der Verhältnisse doch nicht gewonnen wird.

1) Vgl. z. B. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Bd. 2, S. 358, 620 usw. Über die Verwicklungen, die bei Korrelationsvorgängen vorliegen siehe ebenda S. 200.

2) Semon (Die Mneme 1904, S. 27, 39; Biolog. Centralbl. 1905, Bd. 25, S. 251) nennt die transitorischen Vorgänge „akoluthe", die erblich gewordenen Induktionen „engraphische" Reizwirkungen.

3) Pfeffer, l. c., II. Aufl., Bd. 2, S. 167.

4) Fr. Darwin und D. Pertz, Annals of Botany 1903, Bd. 17, S. 104.

§ 21. Die autonomen Bewegungen.

Die autonomen[1]), d. h. diejenigen Bewegungen, welche sich vermöge des selbstregulatorischen Waltens bei voller Konstanz der Außenbedingungen abspielen, wurden nur soweit verfolgt, als es zur Feststellung der Beziehungen zwischen diesen und den Schlafbewegungen notwendig war. Wir gehen deshalb im folgendem nur von diesem Gesichtspunkt auf die rhythmischen, autonomen Bewegungen der schlaftätigen Pflanzen ein, und setzen die Bekanntschaft mit der allgemeinen Behandlung des Gegenstandes in meiner Physiologie voraus.[2])

Wie die früheren, so haben auch die neueren Untersuchungen gezeigt, daß sich diese autonome Bewegungstätigkeit in spezifisch verschiedener Ausbildung findet. Denn während die spontane Bewegungstätigkeit bei den Blättchen von Albizzia (S. 317) und Mimosa (S. 339), sowie bei den Blüten von Tulipa und Crocus, so wenig entwickelt ist, daß sie der unmittelbaren Beobachtung entgeht, erreicht dieselbe bei anderen Blattorganen sehr ansehnliche Werte. Bei manchen Pflanzen werden diese autonomen Bewegungen, die eben durch ihr Auftreten bei voller Konstanz aller Außenbedingungen charakterisiert sind, auch im täglichen Beleuchtungswechsel fortgesetzt, während in anderen Fällen die Inanspruchnahme durch die Schlafbewegungen eine mäßige oder auch eine sehr weitgehende Unterdrückung der autonomen Bewegungen zur Folge hat.

Sehr auffällig ist diese Unterdrückung bei dem Blattstiel von Mimosa Speggazzinii, der in kontinuierlicher Beleuchtung (überhaupt bei voller Konstanz der Außenbedingungen), sehr ansehnliche autonome Bewegungen ausführt, die bei der Induktion der Schlafbewegungen allmählich schwinden und sich nach Herstellung kontinuierlicher Beleuchtung, also während des Ausklingens der Nachschwingungen allmählich wieder einschleichen (S. 381, 436, 445

1) Über den Begriff „autonom" siehe diese Arbeit S. 450 Anmerk.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Bd. 2, S. 379. Vgl. auch Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 153. Die ältere Literatur ist an diesen Stellen zitiert. Von neueren Untersuchungen, die sich auf die autonomen Bewegungen schlaftätiger Blätter beziehen, sind zu nennen: C. Hosseus, Über die Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen durch einige äußere Faktoren 1903; Molisch, Bericht d. Botan. Gesellschaft 1904, S. 372 (Oxalis hedysaroides).

und Fig. 31). Dagegen dauern bei dem schlaftätigen Blättern von Phaseolus die autonomen Bewegungen am Tage fort, werden aber ganz oder doch sehr weitgehend während der transitorischen Oszillation unterdrückt, durch welche das Blatt in die Nachtstellung und zurück in die Tagstellung geführt wird.[1]) Jedoch scheint die Amplitude dieser ansehnlichen autonomen Bewegungen bei den schlaftätigen Blättern in der Regel etwas geringer zu sein als bei den in Dauerbeleuchtung befindlichen Pflanzen (S. 349, 436, 445 und Fig. 21, 22, 25).

Ähnlich wie die Blattstiele von Mimosa verhalten sich, nach den allerdings nur beiläufigen Erfahrungen, die Blattstiele von Lourea (S. 376), sowie die Blätter von Impatiens (S. 388) und Siegesbeckia (S. 398), während die Blättchen von Trifolium pratense[2]) sowohl in kontinuierlicher Beleuchtung, als auch bei täglichem Beleuchtungswechsel ansehnliche autonome Bewegungen zeigen. Da die verschiedensten Abstufungen zu erwarten sind, so ist es wohl möglich, daß es Objekte gibt, bei denen die autonomen Bewegungen auch während der Nachtstellung anhalten. Ohnehin ist dieses bis zu einem gewissen Grade bei den Blättern von Phaseolus zu beobachten, wenn diese, infolge schwacher photonastischer Reizwirkungen, Schlafbewegungen von mäßiger Amplitude ausführen. Auch ist es nicht ausgeschlossen, daß bei gewissen Objekten die autonomen Oszillationen durch die aitionastischen Reizungen verstärkt werden. Übrigens kann auch eine lebhafte autonome Bewegungstätigkeit ohne Ausbildung einer photonastischen Reizbarkeit vorhanden sein (S. 401).

Das Zurücktreten der autonomen Bewegungen während der Nachtstellung erscheint insofern vorteilhaft, als dadurch ein frühzeitiges Abheben der angepreßten Blätter und Blättchen vermieden wird.[3]) Wenn aber die autonomen Bewegungen nicht durch die tagesperiodische Inanspruchnahme ausgeschaltet werden, so vermag sie die orientierende Wirkung der Tagesbeleuchtung nicht aufzuheben[4]), wie z. B. die auf das Blatt von Phaseolus

1) Ein ähnliches Verhalten dürfte sich nach den bei Darwin (Bewegungsvermögen 1881, S. 277, 312) aufgezeichneten Kurven z. B. auch bei den Blättern von Oxalis acetosella, Erythrina crista galli usw. finden.

2) Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 35.

3) Stahl, Botan. Zeitung 1887, S. 103.

4) Die gegenteilige Annahme von Noll (Strasburgers Lehrbuch der Botanik 1906, VIII. Aufl., S. 247) ist also irrig.

bezüglichen Kurven in Fig. 21 und ferner auch Beobachtungen an dem Blatte von Trifolium zeigen. Daß aber zur partiellen oder totalen Ausschaltung der autonomen Bewegungen die Realisierung der Einkrümmung nicht nötig ist, ergibt sich aus der bereits (S. 410, 418) mitgeteilten Erfahrung, daß die autonomen Bewegungen auch dann in der üblichen Weise angestrebt werden, wenn die Einkrümmung durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist.

Ein näheres Eingehen auf Amplitude, Schwingungszeit usw. ist hier nicht geboten, da in dieser Hinsicht unsere Untersuchungen nichts wesentlich neues geliefert haben.[1]) Es sei deshalb auch nur kurz darauf hingewiesen, daß die autonomen Bewegungen bei den bisher untersuchten Objekten einen kürzeren Rhythmus einhalten als die Schlafbewegungen. So wird ein Hin- und Hergang der autonomen Bewegungen bei dem Blattstiel von Mimosa Speggazzinii in 6—12, bei dem Blatte von Phaseolus in 3—6 Stunden ausgeführt, und vielfach wird ein ähnliches oder auch ein viel kürzeres Tempo eingehalten.[2])

Aus den Kurven Fig. 22, 25, 31 usw. ist ferner zu ersehen, daß bei den aufeinanderfolgenden spontanen Oszillationen Tempo, Amplitude usw. nicht genau übereinstimmen und zuweilen sogar erheblich variieren. Der Umstand, daß ein solches Resultat auch bei möglichster Konstanz der Außenbedingungen eintritt, und daß die beiden Primärblätter von Phaseolus, bei gleichzeitiger Registrierung, Kurven liefern, in denen die Oszillationen nicht übereinstimmend und zum Teil gerade entgegengesetzt ausfallen, beweist, daß die besagten Schwankungen nicht durch einen Wechsel der Außenbedingungen veranlaßt werden. Es ist aber leicht einzusehen, daß diese Schwankungen, insbesondere die des Rhythmus, nicht dadurch verursacht werden, daß sich die Organe auch bei der autonomen Bewegungstätigkeit nicht genau in einer Vertikalebene halten, sondern eine unregelmäßige Raumkurve beschreiben, die sich öfters einer elliptischen Bahn nähert (vgl. S. 281). Ohnehin pflegen gerade die Blätter von Phaseolus nur in einem mäßigen Grade von der Vertikalebene abzuweichen.

---

1) Vgl. die in der Anmerk. S. 455 zitierte Literatur.
2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl. Bd. 2, S. 383.

Wenn unsere Kurven zumeist keine sekundären Oszillationen zeigen, so ist damit nicht ausgeschlossen, daß kleinere und schnell verlaufende Schwingungen ausgeführt wurden (vgl. S. 317). Voraussichtlich wird es aber auch Objekte geben, bei denen die sekundären Oszillationen so ansehnlich sind, daß sie auch in den nach unserer Manier geschriebenen Kurven der autonomen Bewegungen bemerklich werden.

Die gleichzeitige Registrierung der beiden Primärblätter derselben Pflanze von Phaseolus hat wiederum ergeben, daß die autonomen Bewegungen nicht gleichsinnig und oft gerade entgegengesetzt verlaufen, daß also der Rhythmus dieser Bewegungen nicht durch eine einheitliche Tätigkeit in der ganzen Pflanze, sondern durch Prozesse reguliert wird, die sich in dem einzelnen bewegungstätigen Organe abspielen.[1])

Mit der Tatsache, daß die hier behandelten Bewegungen bei Konstanz der Außenbedingungen fortdauern, folgt ohne weiteres, daß sie ihre Entstehung einer selbstregulatorischen Tätigkeit verdanken, die sich so abwickelt, daß mit dem Geschehen zugleich der Wechsel der Konstellationen und auf diese Weise die Bedingungen für die rhythmische Wiederholung geschaffen werden. Diese generellen Beziehungen gelten für alle selbstregulatorischen (autogenen), rhythmischen Vorgänge, also z. B. ebenfalls für die pulsierenden Vakuolen[2]) und die Herztätigkeit, sowie für die intermittierende Tätigkeit eines Geiser, für den Gang einer Uhr oder für die periodischen Schwingungen des Hammers eines Induktionsapparates.

Natürlich muß in jedem Einzelfalle der Komplex der maßgebenden Faktoren ermittelt und somit auch festgestellt werden, ob und inwieweit durch die Veränderung der inneren Konstellationen die Beziehungen zu äußeren Faktoren so modifiziert werden, daß diese eine Bedeutung für den Betrieb und die Unterhaltung der rhythmischen Tätigkeit gewinnen. Das ist aber u. a. auch der Fall bei einem Induktionsapparat, wenn bei der selbstregulatorischen Unterbrechung des Stromes die magnetische Anziehung aufhört und der Hammer durch sein Eigengewicht zurück-

1) Pfeffer, Period. Bewegungen 1875, S. 155; Hosseus l. c., S. 17; Bose, Plant response 1906, S. 676. — Über pulsierende Vakuolen vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 735.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 2, S. 735.

fällt, während die Mitwirkung der Schwerkraft nicht nötig ist, wenn das Zurückschnellen des Hammers durch eine Feder besorgt wird, die bei der elektromagnetischen Anziehung des Hammers jedesmal wieder gespannt wird (vgl. Pfeffer, l. c. S. 388).

Da die Tätigkeit des Organismus stets durch die maßgebenden inneren Konstellationen und deren Wechselwirkung mit der Außenwelt bestimmt wird, so wird (auch bei Konstanz der Außenfaktoren) eine jede Veränderung der inneren Konstellation (der Eigenschaften) eine gewisse und unter Umständen eine ansehnliche Modifikation der Tätigkeit zur Folge haben. So ist es auch möglich, daß Außenfaktoren durch den selbstregulatorisch erzielten Stimmungswechsel im Organismus zu direktiven Zwecken, und, bei rhythmischer Wiederholung des Stimmungswechsels, zur Erzeugung periodischer Bewegungen nutzbar gemacht werden. Auf diese Weise wird es z. B. durch den Wechsel der heliotropischen Stimmung erzielt, daß Schwärmzellen sich gegenüber derselben (konstanten) Lichtquelle abwechselnd positiv und negativ phototaktisch bewegen. Auch kommen gewisse autonome, rhythmische Bewegungen dadurch zustande, daß die geotropische Reaktionsfähigkeit durch die selbstregulatorische Tätigkeit rhythmische Änderungen erfährt.[1]) Doch scheinen solche Mittel bei der Erzeugung der uns hier beschäftigenden autonomen Bewegungen in der Regel keine Rolle zu spielen, da, wenigstens bei den bisher untersuchten Objekten, die periodischen autonomen Bewegungen am Klinostaten und im Finstern fortdauerten.[2])

Aus der Tatsache, daß die autonomen Bewegungsbestrebungen fortgesetzt werden, wenn die Ausführung derselben durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist, ergibt sich nur soviel, daß die Realisierung der Einkrümmung zur Abwicklung der maßgebenden rhythmischen Prozesse nicht notwendig ist (S. 410, 418). Ein näherer Einblick in diese Prozesse steht uns aber nicht zu Gebote, doch kann es nicht zweifelhaft sein, daß es sich um Vorgänge handelt, durch welche die motorischen Befähigungen in entsprechender Weise dirigiert werden (vgl. S. 417, 440). Da wir demgemäß die internen Vorgänge, gleichviel welcher Art

1) Vgl. Pfeffer, l. c., S. 388.

2) Pfeffer, l. c., II. Aufl., Bd. 2, S. 392; Hosseus, l. c. S. 56.

und ob sie verwickelt oder einfach sind, als auslösende Ursachen ansehen dürfen, so kann man sagen, daß die autogenen Vorgänge durch (die selbstregulatorisch erzeugten) internen Reize, die aitiogenen Vorgänge dagegen durch die von außen kommenden Reizanstöße veranlaßt werden. Natürlich können auch durch rhythmische Wiederholung der Außenreize sehr verschiedenartige periodische Vorgänge und Bewegungen erzeugt werden.[1])

Aus der richtigen Würdigung dieser Verhältnisse ergibt sich ohne weiteres, daß das Zusammenwirken autogener und aitiogener Prozesse (Reizungen) in derselben Weise zu beurteilen ist wie das Zusammenwirken von verschiedenartigen aitiogenen Vorgängen.[2]) Da es sich aber bei solchem Zusammengreifen nicht um eine einfache Summation der Einzelreizungen, sondern vielfach um Umstimmungen und, in Verbindung damit, auch um Ausschaltungen handelt, so ist es nicht auffallend, daß in bestimmten Fällen die autonomen Bewegungen infolge der Inanspruchnahme durch die Reizwirkung des täglichen Beleuchtungswechsels ganz oder teilweise unterdrückt werden (S. 455). Daß aber tatsächlich, z. B. bei dem Blattstiel von Mimosa (S. 381), sowie bei dem Blatte von Phaseolus (S. 350) eine ziemlich vollständige oder eine partielle Ausschaltung eintritt, geht daraus hervor, daß bei den schlaftätigen Objekten in den Kurven oder den bestimmten Kurvenstücken nichts oder wenig von einer autonomen Bewegungstätigkeit zu erkennen ist, wie es doch der Fall sein müßte, wenn diese auch nur mit einiger Energie angestrebt würde.[3])

Übrigens wurde schon hervorgehoben, daß die autonomen Bewegungen tatsächlich in der von dem Blatte von Phaseolus geschriebenen Kurve auch während der transitorischen Nachtstellungsbewegung bemerklich werden, wenn durch eine schwächere photonastische Reizung dafür gesorgt ist, daß die Schlafbewegungen mit geringerer Energie und Amplitude ausgeführt werden (S. 456).

1) Pfeffer, l. c., II. Aufl., Bd. 2, S. 247.

2) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. Aufl., Bd. 2, S. 361, 365, 394, 615, 750. Über Ausschaltungen, die ja auch bei Apparaten erzielbar ist, siehe auch diese Abhandlung S. 450.

3) Über die Energie der autonomen Bewegungen siehe Pfeffer, Periodische Bewegungen 1875, S. 103.

Aus diesen und anderen Erfahrungen, welche das gleichzeitige Nebeneinanderbestehen der autonomen und der (aitiogenen) tagesperiodischen Bewegungen kennzeichnen, ist auch zu ersehen, daß den beiden Arten von Bewegungen verschiedenartige auslösende Prozesse zu Grunde liegen, daß also die autonomen Bewegungen nicht deshalb schwinden, weil sie durch die Wiederholung der photonastischen Reizung in einen tagesperiodischen Rhythmus übergeführt werden (S. 350, 381, 401). Zu demselben Schluß führt auch die Art und Weise, wie bei dem Blattstiel von Mimosa die autonomen Bewegungen allmählich eintreten oder reduziert werden, während die Schlafbewegungen ausklingen oder wieder hervorgerufen werden.

Da sowohl die autogenen als auch die aitiogenen Krümmungen Reaktionserfolge sind, die sich nur darin unterscheiden, daß jene durch einen selbsttätig geschaffenen, diese durch einen äußeren Anstoß veranlaßt werden, so können natürlich die verschiedenartigen aitiogenen Krümmungsbewegungen nicht, wie es Ch. Darwin[1]) tat, als modifizierte Zirkumnutationen (was gleichbedeutend mit autonomen Bewegungen ist) angesprochen werden. Vielmehr setzen auch die autonomen Bewegungen, außer der stets notwendigen Aktionsfähigkeit, bestimmte Anstöße voraus, und von dem Zustandekommen sowie der auslösenden Wirkung dieser hängt es ab, ob eine autonome Krümmung eintritt. Daneben können dann aitiogene (heliotropische, photonastische usw.) Krümmungsbewegungen ausgelöst werden, sofern die spezifischen Sensibilitäten vorhanden sind, die sich bekanntlich sowohl einzeln als auch vereint finden.[2])

Demgemäß zeigen auch die Erfahrungen, daß mit einer sehr ansehnlichen autonomen Bewegungstätigkeit keineswegs eine heliotropische, photonastische usw. Reaktionsfähigkeit verknüpft sein muß, und daß diese oder andere aitiogene Reaktionsfähigkeiten in ausgezeichneter Weise auch da ausgebildet sind, wo die auto-

1) Ch. Darwin, Bewegungsvermögen der Pflanzen 1881, S. 489, 351. — Wenn seiner Zeit eine klarere Auffassung der Reizvorgänge und der Reizverkettungen Gemeingut gewesen wären, so würde vermutlich auch Darwin zu dem Schlusse gekommen sein, daß alle Krümmungsbewegungen durch entsprechende (direktive) Lenkung der gebotenen Aktionsfähigkeit zustande kommen. Die von mir vertretene Auffassung habe ich u. a. auch in meiner Pflanzenphysiologie II. Aufl., Bd. 2, S. 369 entwickelt.

2) Pfeffer, l. c., S. 360.

nomen Bewegungen auf ein Minimum reduziert sind. Sobald aber eine autonome Bewegungstätigkeit vorhanden ist, so wird beim Hinzukommen einer aitiogenen Reizung ein Zusammenwirken und damit eine Resultante erzielt, die verschiedenartig ausfallen kann. Denn wenn zuweilen ein einseitiges Ausschalten vorkommt (vgl. oben), so mag in anderen Fällen ein gleichsinniges oder ein derartiges Zusammengreifen eintreten, daß z. B. eine heliotropische Krümmung durch eine orientierende Lenkung der autonomen Bewegungen zustande zu kommen scheint. Einen solchen Eindruck hat man ja auch, wenn ein Mensch, der bis dahin unbestimmt herumwanderte, etwa durch ein Geräusch, veranlaßt wird, seine Schritte nach einem bestimmten Ziel zu richten. Da aber zu einer solchen bestimmt gerichteten Wanderung, und zwar durch dasselbe Geräusch, derselbe Mensch auch veranlaßt werden kann, wenn er bis dahin bewegungslos an einer Stelle stand, so sieht man leicht ein, daß es sich auch in diesen Fällen um eine durch verschiedene Ursachen veranlaßte Nutzbarmachung der Aktionsfähigkeit handelt. Analog liegen die Verhältnisse, wenn Schwärmzellen, die bis dahin allseitig herumschwammen, bei einseitiger Beleuchtung der Lichtquelle zusteuern.

Alle diese Betrachtungen und Schlußfolgerungen sind nicht an eine bestimmte Bewegungsmechanik der autonomen Bewegungen gekettet. Da zudem die Zusammenfassung in meiner Physiologie (II. Aufl., Bd. 2, S. 397) dem heutigen Standpunkt unserer Kenntnisse entspricht, so haben wir nicht nötig, an dieser Stelle die Mechanik der autonomen Bewegungen zu behandeln (vgl. S. 408). Auch ist leicht einzusehen, daß es für unsere Betrachtungen ohne Belang ist, wenn nicht alle Bewegungen eines Organes mit denselben mechanischen Mitteln ausgeführt werden.

Ferner haben wir keinen Grund, auf die Abhängigkeit der rhythmischen autonomen Bewegungen von den Außenbedingungen einzugehen und können deshalb auf die Behandlung des Gegenstandes in meiner Physiologie (S. 394) sowie auf die Arbeit von Hosseus[1]) verweisen. Zu diesen Beeinflussungen gehört auch die spezifisch verschiedene Reduktion und Ausschaltung der autonomen Bewegungen, welche durch die photonastische usw. Inanspruch-

1) Hosseus, Über die Beeinflussung der autonomen Variationsbewegungen durch einige äußere Faktoren 1903. Vgl. auch Bose, Plant response 1906, S. 315; 329 usw.

nahme hervorgerufen wird. Da diese Inanspruchnahme sich unter normalen Verhältnissen täglich wiederholt, so kommt z. B. bei einer schlaftätigen Mimosa Speggazzinii die ansehnliche autonome Bewegungsfähigkeit während der ganzen Lebensdauer nicht zur Geltung. Übrigens ist dieses nur ein weiteres Beispiel dafür, daß eine an sich entbehrliche Partialfunktion dauernd ausgeschaltet werden kann, wie das u. a. auch der Fall ist, wenn sich in konzentrierten Lösungen oder bei Ausschluß von Sauerstoff gewisse bewegungsfähige Bakterien so entwickeln, daß ihre Cilien zwar gebildet werden, aber nicht in Aktion treten.[1])

Aus dem soeben Gesagten ist zu ersehen, daß sich die Beziehungen zwischen den Außenfaktoren und der autonomen Bewegungstätigkeit sehr mannigfaltig und sehr verwickelt gestalten können. Zudem wird man bei Veränderung der Außenbedingungen oft nicht ohne weiteres sagen können, ob ein uns entgegentretender Vorgang, nach unserer Definition, zu den autonomen Bewegungen oder zu den transitorischen Oszillationen gehört, die häufig durch den Wechsel der Außenbedingungen hervorgerufen werden, und die vielleicht in manchen Fällen sehr lange anhalten.

Indem wir als Kennzeichen der autonomen Bewegungen ihre Fortdauer bei Konstanz der Außenbedingungen ansehen, lassen wir unentschieden, ob zu dem ersten Ingangsetzen ein besonderer Anstoß durch den Wechsel der Außenbedingungen notwendig ist, wie das z. B. bei einer Uhr zutrifft, die ebenfalls (Betriebsenergie vorausgesetzt) in selbstregulatorischer Weise dauernd weiter arbeitet, nachdem sie einmal durch das Anstoßen des Pendels in Gang gebracht worden ist. Es kann indes kaum zweifelhaft sein, daß die uns hier beschäftigenden, ebenso wie viele andere autonomen Bewegungen (auch bei Konstanz der Außenbedingungen), Hand in Hand mit dem selbstregulatorisch gelenkten Entwicklungsgang vorbereitet und ausgelöst werden, wobei es natürlich sehr wohl möglich ist, daß die durch die Innenverschiebung bedingte Modifikation der Wechselwirkungen mit den Außenfaktoren eine (und vielleicht eine hervorragende) Rolle spielt (S. 458). Die Tatsache, daß die autonomen Bewegungen der Blätter von Phaseolus auch dann in Gang kommen, wenn die Pflanze bei kontinuier-

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiol. II. Aufl., Bd. 2, S. 750.

licher Beleuchtung aus dem Samen erzogen wird (S. 349), ist deshalb nicht ganz eindeutig, weil der Sproß bei dem Hervorbrechen aus dem dunklen Boden, durch den Übergang in die Beleuchtung usw. einer besonderen Reizwirkung ausgesetzt wird. Da aber zu dieser Zeit die Blätter noch nicht bewegungstätig sind, so ist wohl sicher zu erwarten, daß dieser Übergangsreiz keine besondere Bedeutung für das Zustandekommen der autonomen Bewegungen hat.

Kapitel V.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

Die Schlafbewegungen der Blätter und der Blüten, gleichviel ob sie vermittelst Wachstum oder Variation ausgeführt werden, sind photonastische oder thermonastische Reaktionserfolge, die durch den täglichen Wechsel der Beleuchtung oder der Temperatur, oder durch das Zusammenwirken beider Faktoren hervorgerufen werden. (§ 13.)

Demgemäß schwinden die Schlafbewegungen bei Pflanzen, die in konstante Beleuchtung und Temperatur gebracht werden und kommen gar nicht zum Vorschein bei solchen Pflanzen, die bei Konstanz der Beleuchtung und der Temperatur erzogen wurden. In einem wie im anderen Falle wird durch einen (natürlichen oder künstlichen) tagesperiodischen Beleuchtungs- oder Temperaturwechsel die normale Schlafbewegungstätigkeit hergestellt. (§ 13.)

Nach der Eliminierung der Schlafbewegungen sind die Organe aber nur dann bewegungslos, wenn ihnen autonome Bewegungen abgehen, die, wo sie vorhanden sind, in der Regel in einem viel kürzeren Rhythmus ausgeführt werden. (§ 13, 21.)

Durch die Herstellung eines anderen Beleuchtungs- oder Temperaturgrades wird entweder eine dauernde Verschiebung der bisherigen Lage oder in der Hauptsache eine transitorische Oszillation hervorgerufen. In dieser Weise reagieren die meisten Laubblätter, die also z. B. annähernd in die frühere Lage zurückkehren, wenn durch Verdunklung eine photonastische Bewegung ausgelöst wird, während z. B. die Perigonblätter von Tulipa und Crocus bei einer Veränderung der Temperatur eine ansehnliche Verschiebung der bisherigen Lage erfahren. Damit sind aber nur zwei Typen gekennzeichnet, die durch alle möglichen Übergänge und Bindeglieder verkettet sind. (§ 14.)

Bei konstanter Beleuchtung und Temperatur hören aber die Schlafbewegungen nicht sogleich, sondern erst allmählich auf,

werden also noch einige Zeit mit abnehmender, und zum Teil mit sehr schnell abnehmender Amplitude in einem ähnlichen Rhythmus fortgesetzt. Diese Nachschwingungen hielten bei den untersuchten Laubblättern zumeist 3—5 Tage, nur vereinzelt 7 Tage an und waren in manchen Fällen schon am zweiten Tage erloschen. Übrigens gehören diese Nachschwingungen in prinzipieller Hinsicht zu denjenigen Ausgleichoszillationen, die auch bei anderen Reaktionen mit der Rückkehr in die frühere oder mit dem Übergang in eine neue Gleichgewichtslage verknüpft zu sein pflegen. (§ 18.)

Die fraglichen Nachschwingungen sind, wenigstens bei den untersuchten Objekten, nicht notwendig und auch nicht von hervorragender Bedeutung, weil die maximale Bewegungsamplitude zumeist schon ganz oder nahezu durch die einzelne photonastische (oder thermonastische) Reizung ausgelöst wird. Bei Anwendung einer schwachen Reizung wird aber durch das gleichsinnige Zusammenwirken der Nachschwingungen und der sich tagesperiodisch wiederholenden photonastischen Reizung eine allmähliche Steigerung der Bewegungsgröße erzielt. Die Gründe, die mich früher veranlaßten die Bedeutung dieser Akkumulation für gewisse Pflanzen höher anzuschlagen, sind S. 447 dargelegt worden. — Bei einem solchen Überwiegen des photonastischen Reizerfolgs ist es verständlich, daß die Phasen der Schlafbewegungen (trotz der entgegengesetzt gerichteten Nachschwingungsbestrebungen) schnell um 12 Stunden verschoben werden, wenn die Pflanze in der Nacht beleuchtet und am Tage verdunkelt wird. (§ 18—20.)

Während die Blättchen von Albizzia und Mimosa auf einen Beleuchtungswechsel sehr bald mit einer Bewegung antworten, tritt z. B. bei den Blättern von Phaseolus und Siegesbeckia eine Reaktion erst lange nach der Erhellung ein. Infolgedessen wird die Nachtstellung bei den zuerst genannten Objekten durch die Lichtabnahme am Abend, bei den zuletzt genannten aber durch die Erhellung am Morgen hervorgerufen. Diese Unterschiede sind aber nur durch die verschiedene Reaktionszeit bedingt, denn durch die genügende Verlängerung der Latenzzeit würde z. B. das durch die abendliche Verdunklung verursachte Zusammenschlagen der Blättchen von Albizzia auf die Morgenstunden verschoben werden. (§ 15.)

Eine weitere Eigentümlichkeit besteht darin, daß bei den

Blättchen von Albizzia und Mimosa sowohl durch Verdunklung, als auch durch Erhellung eine ansehnliche, aber entgegengesetzt gerichtete Bewegung ausgelöst wird, während z. B. die Blätter von Phaseolus und der Blattstiel von Mimosa im wesentlichen nur auf Erhellung reagieren. Jedoch gibt es offenbar auch zwischen diesen Typen Bindeglieder, wie schon die Erfahrung zeigt, daß bei dem Blattstiel von Lourea, der sich außerdem in bezug auf sein Reaktionsvermögen an das Blatt von Phaseolus anschließt, eine schwächere Bewegung auch durch Verdunklung veranlaßt wird. (§ 14—16.)

Da die Nachtstellung bei den genannten Blättern und Blattstielen in der Hauptsache durch eine transitorische Ablenkung aus der Gleichgewichtslage herbeigeführt wird, so findet eine allmähliche Rückkehr in die Tagstellung auch dann statt, wenn die Blättchen von Albizzia usw. nach dem Verdunkeln im Finstern bleiben, und wenn das Blatt von Phaseolus usw. nach dem Erhellen in kontinuierlicher Beleuchtung gehalten wird. Bei dem nur auf Erhellung reagierenden Blättern von Phaseolus usw. hat überhaupt die abendliche Verdunklung keinen wesentlichen Einfluß auf den Verlauf der photonastischen Bewegung, während bei den Blattstiel von Lourea, der in merklicher Weise auf Verdunklung reagiert, durch die Lichtentziehung am Abend die Rückkehr in die Tagstellung befördert wird. In einem weit höheren Grade wird aber z. B. bei den Blättchen von Albizzia und Mimosa der Übergang in die Tagstellung durch die gegen Morgen eintretende Erhellung beschleunigt. (§ 15, 16.)

Vermutlich werden fernerhin noch mancherlei spezifische Eigentümlichkeiten in bezug auf die für die Schlafbewegungen in erster Linie maßgebenden Reaktionsvorgänge, und insbesondere auch in bezug auf die akzessorischen, aufgedeckt werden. Eine solche Besonderheit ist bei den Blättern von Impatiens, deren abendliche Senkung schon durch die Erhellung am Morgen bestimmt wird, darin gegeben, daß außerdem noch die Verdunklung eine schnell eintretende und ziemlich schnell verlaufende Senkung der Blätter verursacht. Hierdurch wird also normalerweise der Übergang in die Nachtstellung beschleunigt, die aber auch dann erreicht wird, wenn diese akzessorische Verdunklungsreaktion ausgeschaltet ist. Zu solchen besonderen Beigaben gehört es auch, daß der Blattstiel von Mimosa pudica, dessen abendliche Senkung ebenfalls durch

die Erhellung am Morgen induziert wird, auf Verdunklung mit einer schnell eintretenden, mäßigen Hebungsbewegung antwortet, die somit am Abend der durch die Erhellung am Morgen ausgelösten Senkungsbewegung, jedoch in unwesentlicher Weise, entgegenarbeitet. Ferner bewirkt häufig die heliotropische Orientierung eine gewisse Ablenkung aus der anderweitig angestrebten Gleichgewichtslage, und demgemäß hat dann die Lichtentziehung eine gewisse Bewegung zur Folge, die allein durch den Ausgleich der heliotropischen Ablenkung verursacht wird. (§ 14—17.)

Ohne Frage wird auch das nicht näher untersuchte thermonastische Reaktionsvermögen spezifische Verschiedenheiten bieten. So ist schon bekannt, daß die Perigonblätter der Blüten von Crocus und Tulipa auf einen Temperaturwechsel sehr schnell und zwar derart reagieren, daß die Erhöhung der Temperatur eine entgegengesetzt gerichtete Bewegung hervorruft wie die Abnahme der Temperatur, während die Blätter von Phaseolus auf einen Temperaturwechsel nur langsam mit einer Bewegung antworten. (§ 15, 17.)

In der Regel dürfte mit einer photonastischen Reaktionsfähigkeit eine gewisse (mehr oder minder ansehnliche) thermonastische Reaktionsfähigkeit verknüpft sein und umgekehrt. Das ist u. a. auch bei den Blättern von Phaseolus der Fall, deren Schlafbewegungen unter normalen Verhältnissen in der Hauptsache durch den täglichen Beleuchtungswechsel dirigiert werden. Denn bei Konstanz der Beleuchtung lassen sich durch einen entsprechenden Temperaturwechsel thermonastische Schlafbewegungen dieser Blätter erzielen, die ähnliche Nachschwingungen im Gefolge haben wie die photonastischen Schlafbewegungen. Andererseits können photonastische Schlafbewegungen auch bei den in besonders hohem Grade thermonastisch empfindlichen Blüten von Crocus und Tulipa hervorgerufen werden, wenn man auf diese, bei Konstanz der Temperatur, einen tagesperiodischen Beleuchtungswechsel einwirken läßt. (§ 13, 15, 20.)

Da die für die Schlafbewegungen maßgebenden photonastischen und thermonastischen Reaktionen auch bei einer allmählichen Licht- oder Temperaturveränderung eintreten, so ist damit erwiesen, daß sie nicht durch den plötzlichen Wechsel und die mit diesem verknüpften Störungen ausgelöst werden. Vielmehr sind die Schlafbewegungen Folge davon, daß mit dem Versetzen in

andere Beleuchtungs- oder Temperaturverhältnisse eine interne Tätigkeit veranlaßt wird, die auf die Herstellung des den neuen Bedingungen entsprechenden Gleichgewichtszustandes hinarbeitet, und daß in Verbindung hiermit, je nach den Eigenheiten des Objekts, entweder nur eine transitorische Oszillation oder auch eine dauernde Verschiebung der Gleichgewichtslage des Organs zustande kommt. (§ 15, 16.)

Diese Deutung fordert, daß speziell die transitorische Oszillation bei einer genügend langsamen Veränderung der Beleuchtung oder der Temperatur ausfallen muß. Tatsächlich hat eine sehr allmähliche Veränderung der Temperatur zur Folge, daß bei den Blüten von Crocus und Tulipa die transitorische Oszillation auf eine geringe Größe zurückgeht. Jedoch kommt bei den von uns untersuchten Laubblättern noch eine volle Schlafbewegung zustande, wenn sich der Übergang von Hell zu Dunkel, oder von Dunkel zu Hell, im Laufe von 2 Stunden abspielt. (§ 14—16.)

Da ein jeder Übergang auf einen anderen Beleuchtungs- oder Temperaturgrad als Reiz wirkt, so bedarf es nicht der vollen Lichtentziehung, um eine photonastische Reizung auszulösen. Jedoch wird im allgemeinen durch die volle Verdunklung die ansehnlichste Reaktion schon deshalb erzielt, weil die Reizung in der Regel mit der Größe des Lichtabfalls zunimmt. Auch ist zu beachten, daß derselbe absolute Lichtabfall auf eine stark beleuchtete Pflanze augenscheinlich in geringerem Grade als Reiz wirkt, als auf eine schwach beleuchtete Pflanze. Übrigens haben unsere Untersuchungen weitere Beispiele dafür erbracht, daß die Verdunklung nicht die umgekehrte physiologische Wirkung erzielt wie die Erhellung. (§ 16.)

Die besprochenen Verhältnisse bringen es mit sich, daß bei dem Zurückbringen in die frühere Beleuchtung erst dann eine merkliche Reaktion eintritt, wenn die Pflanze eine gewisse Zeit in der anderen (schwächeren oder stärkeren) Beleuchtung verweilt hat, und daß erst nach längerem Verweilen die maximale Reaktion bei dem Zurückbringen in die frühere Beleuchtung ausgelöst wird. So wird bei dem Blatte von Phaseolus (das nur auf Erhellen reagiert) beim Wiedererhellen kaum eine Bewegung verursacht, wenn es 2 Stunden im Dunkeln zubrachte, und selbst nach 6stündigem Aufenthalt im Dunkeln wird nicht immer die maximale photonastische Bewegungsamplitude ausgelöst. Bei den Blättchen

von Albizzia dagegen hat die Lichtentziehung schon einen erheblichen Erfolg, wenn die Blättchen nach einer 10 Minuten dauernden Beleuchtung wiederum verdunkelt werden. Jedoch ist zur Herstellung der maximalen photonastischen Reaktionsfähigkeit eine 5—7 stündige Verdunklung notwendig, und demgemäß wird durch die Verdunklung in den frühen Morgenstunden eine geringere Schließungsbewegung hervorgerufen, als durch die Verdunklung in den Nachmittagsstunden. Analog wie die Blättchen von Albizzia verhalten sich die thermonastisch reagierenden Blüten von Crocus und Tulipa, während bei gewissen anderen Blüten eine ansehnliche thermonastische Reaktion erst dann ausgelöst wird, wenn dieselben längere Zeit in der höheren oder niederen Temperatur verweilt haben. (§ 16. 17.)

Die zur photonastischen Bewegung führenden Prozesse nehmen sogleich oder doch sehr bald nach dem Beleuchtungswechsel ihren Anfang, um dann allmählich fortzuschreiten und schließlich den Höhepunkt zu erreichen. Dabei kann, wie u. a. bei den Blättchen von Albizzia, schon nach 10 Minuten die Bewegungsreaktion beginnen, während diese z. B. bei den Blättern von Phaseolus erst nach vielen Stunden bemerklich wird. Die Erfahrung, daß bei einem Blatte von Phaseolus, das am frühen Morgen nur 1—3 Stunden beleuchtet und dann wieder in das Dunkle gebracht wurde, die photonastische Bewegung zwar gering ausfällt, aber in der üblichen Abendstunde beginnt, zeigt, daß die obigen, auf Reaktions- und Latenzzeit bezüglichen Deutungen richtig sind. (§ 15, 16.)

Die Blätter von Phaseolus usw. bieten für die Feststellung der namhaft gemachten Beziehungen den Vorteil, daß eine erhebliche Bewegung nur durch die Erhellung ausgelöst wird, daß sich also der durch eine vorübergehende Erhellung induzierte Reizprozeß im Dunkeln in der Hauptsache ungehindert abspielt. Das ist aber nicht der Fall bei den Blättchen von Albizzia, Mimosa usw., die sowohl auf Erhellung, als auch auf Verdunklung reagieren, und bei denen z. B. eine durch Verdunklung hervorgerufene Bewegung beim Erhellen, infolge der kurzen Reaktionszeit, schon nach 10—30 Minuten in die entgegengesetzt gerichtete Bewegung übergeführt wird. Analog wie die Blättchen von Albizzia verhalten sich die schnell thermonastisch reagierenden Blüten von Crocus, Tulipa usw., während sich das Verhalten der langsam

thermonastisch reagierenden Blüten in bezug auf Induktionszeit, Latenzzeit, Reaktionsverlauf usw. mehr oder weniger dem der Blätter von Phaseolus, Siegesbeckia usw. anschließt. (§ 16—17.)

Bei den schnell reagierenden Blättchen von Albizzia, Mimosa usw. läßt sich nicht nur ein 12 : 12 stündiger, sondern z. B. auch ein 6 : 6 stündiger oder ein 2 : 2 stündiger Bewegungsrhythmus erzielen, indem man die Pflanze abwechselnd 6 Stunden, bzw. 2 Stunden beleuchtet und erhellt. Dagegen ruft bei den langsam reagierenden Blättern von Phaseolus z. B. ein 2 : 2 stündiger Beleuchtungswechsel keinen erheblichen Erfolg hervor. Jedoch ist sowohl bei den Blättern von Phaseolus und Impatiens, als auch bei dem Blattstiel von Lourea z. B. ein 18 : 18 stündiger Bewegungsrhythmus herstellbar, indem man die Pflanze abwechselnd 18 Stunden in das Dunkle und an das Licht bringt. (§ 16.)

Die Eigenschaften der näher untersuchten und wohl aller schlaftätigen Pflanzen sind also nicht derart, daß dieselben nur zur Ausführung einer tagesperiodischen Bewegungstätigkeit befähigt sind. Doch bringen es die besonderen reaktionellen Eigenschaften der Objekte naturgemäß mit sich, daß sich durch eine photonastische oder eine thermonastische Reizung nicht jeder beliebige Bewegungsrhythmus hervorrufen läßt. (§ 16.)

Vermöge der inneren Eigenschaften besteht bei den Blättern von Phaseolus, und auch bei manchen anderen Objekten, das Bestreben, annähernd in einen 12 : 12 stündigen Bewegungsrhythmus überzugehen, was sich auch darin ausspricht, daß dieser Rhythmus in den Nachschwingungen derjenigen Blätter von Phaseolus eingeschlagen wird, die zuvor, infolge der dominierenden photonastischen Wirkung des entsprechenden Beleuchtungswechsels, einen 18 : 18 stündigen Bewegungsrhythmus ausgeführt hatten. Um ein Bild zu gebrauchen, kann man dieses Verhalten etwa mit einem Pendel vergleichen, das ebenfalls, sobald ihm die Freiheit gegeben wird, in den durch seine Eigenschaften (seine Länge) bedingten Schwingungsrhythmus übergeht, wenn es zuvor zwangsweise in einem anderen Tempo hin- und herbewegt worden war. (§ 18—20.)

Die gegenseitige Unabhängigkeit der autonomen Bewegungen und der Schlafbewegungen ergibt sich daraus, daß die Schlafbewegungen bei Konstanz der Beleuchtung und der Temperatur eingestellt, die autonomen Bewegungen aber fortgesetzt werden. Demgemäß kommen bei einer Pflanze, die in konstanter Be-

leuchtung und Temperatur erzogen wird, überhaupt nur die autonomen Bewegungen in Gang. (§ 13, 21.)

Da aber alle physiologischen und somit auch die autonomen Bewegungstätigkeiten von den jeweiligen inneren und äußeren Konstellationen (Bedingungen) abhängen, so ist es nicht auffallend, daß die autonomen Bewegungen bei der Inanspruchnahme der schlaftätigen Pflanze durch die photonastischen oder thermonastischen Reizungen modifiziert werden. In der Tat hat diese Inanspruchnahme zur Folge, daß die autonomen Bewegungen bei dem schlaftätigen Blattstiel von Mimosa Speggazzinii fast ganz, bei den schlaftätigen Blättern von Phaseolus partiell ausgeschaltet sind, und demgemäß im hohen Grade zunehmen, wenn die Schlaftätigkeit durch den Aufenthalt in konstanter Beleuchtung aufgehoben wird. (§ 21.)

Aber auch da wo die autonomen Bewegungen korrelativ ausgeschaltet werden, ist aus der Art des Schwindens und der Wiederkehr derselben zu ersehen, daß die Schlafbewegungen nicht durch die zeitliche Regulierung der autonomen Bewegungen zustande kommen. Dieses ergibt sich ferner daraus, daß in anderen Fällen die einen kürzeren Rhythmus einhaltenden, autonomen Bewegungen neben den Schlafbewegungen fortdauern, und daß eine ausgezeichnete Schlaftätigkeit auch bei Pflanzen gefunden wird, denen auffällige autonome Bewegungen abgehen. (§ 21.)

Der Umstand, daß die autonomen und die tagesperiodischen Bewegungen, sowie die an diese sich anschließenden Nachwirkungen auch dann angestrebt werden, wenn die Ausführung der Einkrümmung durch eine Widerlage unmöglich gemacht ist, zeigt, daß sich die maßgebenden Prozesse auch ohne Realisierung der Einkrümmung abspielen. (§ 14, 16, 21.)

Bei der Abhängigkeit der Schlafbewegungen von den Außenbedingungen ist es selbstverständlich, daß der zeitliche Eintritt und Verlauf derselben mit dem Gang der Beleuchtungs- und Temperaturverhältnisse, sowie durch den Einfluß anderer Außenbedingungen Verschiebungen und Veränderungen erfährt, wie das bereits an anderer Stelle (Pfeffer, Pflanzenphysiol., II. Aufl., Bd. II, S. 501) in allgemeinen Zügen hervorgehoben ist. (Vgl. auch S. 326, 367.)

New York Botanical Garden Library
QK776 .P422
Pfeffer, Wilhelm Fr/Untersuchungen uber
gen
3 5185 00075 6971